CAPITAL NATURAL DE MÉXICO

VOLUMEN I

CONOCIMIENTO ACTUAL DE LA BIODIVERSIDAD



COMISIÓN NACIONAL
PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD



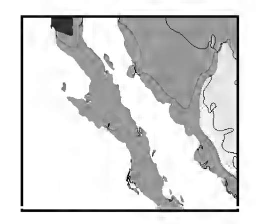
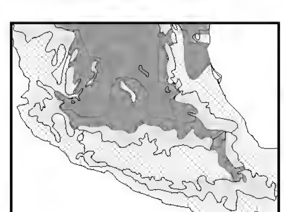
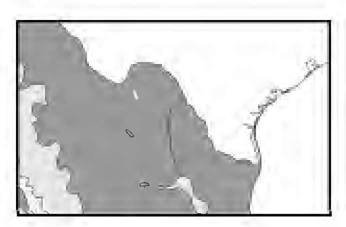
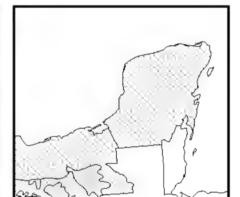




Capital natural de México

Volumen I

Conocimiento actual de la biodiversidad

La Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
es una Comisión Intersecretarial presidida por el titular del Ejecutivo Federal.

Capital natural de México

Coordinador general
José Sarukhán

Volumen I

Conocimiento actual de la biodiversidad

Compiladores
Jorge Soberón
Gonzalo Halffter
Jorge Llorente-Bousquets



Comisión Nacional
para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad

méxico, 2008

Nota:
El contenido del disco compacto mencionado en esta obra como Catálogo taxonómico de especies está en continua actualización y está disponible en: www.enciclovida.mx

Los apéndices mencionados y referidos como  son archivos de texto y están incluidos al final de esta obra.

Coordinación general
José Sarukhán

Compilación
Antonio Alonso Concheiro
Salvador Anta
Julia Carabias
Rodolfo Dirzo
Exequiel Ezcurra
Renée González
Gonzalo Halffter
Jorge Llorente-Bousquets
Ignacio March
Javier de la Maza
Alejandro Mohar
Irene Pisanty
José Sarukhán
Jorge Soberón

Coordinación
Georgina García Méndez
Patricia Koleff
Andrés Lira Noriega
Marcia Tambutti
Tania Urquiza Haas

Asistencia
Juan Carlos López Acosta
Romeo López Camacho
Paula Meli
Nubia Morales
Ana Lucía Pedroza
Rafael Pompa
Magali Santillán Ramírez
Olivia Yáñez

Producción editorial
José Luis Acosta
Luz María Bazaldúa
Antonio Bolívar
Sergio Bourguet
Socorro Gutiérrez
Eliud Monroy
Heidi Puon
Axel Retif
Jorge Sánchez y Gándara

Asistencia
Oswaldo Barrera

Portada
Gabriel Martínez Meave
Isaías Loaiza

Impresión
Offset Rebosán, S.A. de C.V.

Liga Periférico-Insurgentes Sur 4903, Parques del Pedregal, Tlalpan, 14010 México, D.F.
www.conabio.gob.mx

Obra completa: ISBN 978-607-7607-02-1
Volumen I: ISBN 978-607-7607-03-8

Impreso en México / *Printed in Mexico*

Forma de citar
Conabio. 2008. *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México

Presentación

El capital natural que alberga nuestro país es uno de los más diversos del planeta y ofrece a los mexicanos variadas oportunidades para su desarrollo económico y elevar su calidad de vida, a pesar de que a lo largo de muchos años ha sido severamente deteriorado en extensas regiones y de que, en términos generales, el desarrollo del país no ha incluido criterios ambientales.

Esta obra, dedicada a ese privilegiado capital natural de México, es de gran relevancia no solo por ser resultado de un gran esfuerzo colaborativo, sino por el enfoque que ofrece al hacer una evaluación científica de los temas más relevantes relacionados con la biodiversidad, su conservación y manejo racional y los retos que enfrentamos como sociedad para lograr la sustentabilidad. En ese sentido, quiero hacer tres reflexiones a partir de este trabajo colectivo.

La primera se refiere a que es gratificante reconocer que tenemos un avance importante en el conocimiento de nuestra diversidad biológica, a diez años de haberse publicado el *Estudio de País* compilado por la Conabio y con el que México cumplió con uno de los compromisos del Convenio sobre la Diversidad Biológica. Este nuevo estudio muestra que ahora tenemos ya disponible gran cantidad de información de alta calidad que permite tomar decisiones sobre bases científicas.

La segunda reflexión es que, a pesar de los indudables avances de los últimos años que ha tenido el país en materia ambiental, también han crecido las amenazas de numerosos factores de presión que actúan de forma sinérgica. Este hecho nos indica claramente que no podemos actuar tibiamente; debemos enfrentar con energía e inteligencia los enormes retos que se nos presentan, debemos continuar los esfuerzos de conservación y multiplicarlos diversificando el abanico de instrumentos para ello, fortaleciendo las áreas protegidas y los programas de uso sustentable fuera de ellas, si queremos conservar en el largo plazo la megadiversidad de México.

La tercera reflexión es que los mexicanos necesitamos mantener una visión crítica respecto al camino hacia la sustentabilidad y aprender de nuestros errores y aciertos, para que el capital natural de las diversas tierras y mares de la nación beneficie a todos sus habitantes en el presente y en el futuro, particularmente a los pueblos que han sido sus principales guardianes, dueños, usuarios y generadores de conocimiento, y que han forjado la valiosa diversidad cultural, que también debe resguardarse.

Con *Capital natural de México* damos un paso adelante al contar con lo que puede considerarse un segundo estudio de país que nos permite tener una base sólida para tomar decisiones informadas. Así pues, expreso mi mayor reconocimiento a todos los que colaboraron compartiendo generosamente su experiencia, conocimiento y tiempo para brindarnos esta obra.

Juan Rafael Elvira Quesada
Secretario de Medio Ambiente y Recursos Naturales



Prefacio

México se caracteriza por la gran heterogeneidad de su territorio: en él se encuentran paisajes de desiertos y selvas, tierras frías y calientes, volcanes de negro basalto que forjaron la cultura azteca, blancas calizas en las llanuras mayas, y montañas, llanos, ríos, mares. Además se distingue por sus grandes contrastes sociales. Los mexicanos nos reconocemos en la diversidad de ecosistemas, de culturas, de pensamientos; albergamos en nuestro territorio numerosas especies, muchas de ellas únicas en el mundo, en muy variados ambientes; también nos reconocemos en las innumerables y singulares culturas que habitan el país. Todo eso moldea nuestro carácter y nuestra unidad como nación. La característica más valiosa de México es la diversidad, tanto la ecológica y la biológica como la cultural.

Desde su origen, la especie humana ha dependido para su desarrollo y evolución cultural de la transformación de los ecosistemas y de los diversos servicios que estos le han brindado; de hecho, lo que podría interpretarse como una liberación —al menos parcial— de esa dependencia respecto de los sistemas naturales —como aparentemente ocurre con la utilización de fuentes de energía diferentes a la solar— no es sino una supeditación "disfrazada" a los servicios paleo-ecosistémicos. Es decir, hoy seguimos dependiendo de la actividad de los ecosistemas que existieron en el Carbonífero y que dieron lugar a la materia orgánica que ha sido la productora de los combustibles fósiles, base del desarrollo económico moderno de la humanidad, la cual, insistimos, sigue estando, por lo menos en primera instancia, totalmente subordinada a la existencia de los servicios ecosistémicos (ambientales) y al acceso a los mismos.

Un ecosistema es un complejo dinámico de comunidades vegetales y animales, y de microorganismos que lo conforman y que actúan como un todo funcional. El agregado de los ecosistemas, las especies que los componen y la variación genética característica de cada especie, los procesos que ocurren en ellos y su funcionamiento constituyen lo que se llama biodiversidad. Los ecosistemas no solo son reservorios de dicha diversidad, sino proveedores de servicios y bienes de gran valor: además de aportarnos alimentos y fibras (en aquellos manejados por el hombre), son responsables de la captación de agua pluvial que se infiltra y alimenta manantiales, ríos y lagos; producen y mantienen en su lugar suelos fértiles; capturan el bióxido de carbono de la atmósfera; alojan a los polinizadores indispensables para gran parte de la producción agrícola, así como a los agentes de control biológico de numerosas plagas dañinas para nosotros y nuestros cultivos, por mencionar algunos de esos servicios.

Los ecosistemas y sus servicios constituyen un capital comparable a los capitales financieros y de infraestructura de una nación. Sin embargo, las cuentas nacionales —con la excepción de las de unos cuantos países— no incluyen el deterioro del capital natural ni su costo en el cálculo de la riqueza producida. Estudios hechos por economistas con una visión que incluye la consideración del valor del capital natural demuestran que la mayoría de los países presentan, cuando se destruye el capital natural, un crecimiento económico negativo. Sin duda, este costo tiene un efecto inmediato o de corto plazo en los sectores menos privilegiados de la sociedad y finalmente, en el largo plazo, para el país mismo.

En México ha dominado la idea de que el desarrollo está confrontado con la conservación y el manejo racional de los ecosistemas. Quienes hemos contribuido a la presente obra pensamos que ya es hora de asumir en nuestro país que esta idea está equivocada, que es perversa y que tenemos que trabajar en un contexto de desarrollo económico sostenido con beneficio social permanente, acotado solo por las características ambientales de cada región.

El capital natural de México representa un gran potencial para el desarrollo y la generación de beneficios para toda la población. A pesar de ello, históricamente hablando, las políticas de explotación de los recursos naturales en el país no han favorecido la conservación de ese capital ni su uso sustentable, ni tampoco han mejorado el bienestar social.

En el futuro, las políticas de desarrollo que sigan dando a la gestión de la biodiversidad una baja prioridad estarán ignorando elementos básicos de la seguridad nacional y de las perspectivas del país, como tener una sociedad viable y competitiva que cuente con una base material sustentable.

Tenemos que asumir la diversidad ecológica, biológica y cultural como parte inherente, consustancial, de nuestro país. El capital natural es un patrimonio que tenemos que conocer para valorarlo, utilizarlo y conservarlo adecuadamente en beneficio de todos los mexicanos. Es un capital que no podríamos "importar" una vez que lo hayamos destruido. El conocimiento de ese capital natural debe ser creado en nuestro país, sobre todo por nuestra propia gente; tampoco lo podemos importar de otros países o regiones. Los ecosistemas no son transportables de un lado a otro, como tampoco lo son los servicios que nos proporcionan.

Por ello la presente evaluación de los ecosistemas mexicanos y de otros elementos de la biodiversidad ayudará a transitar de la fase de definición de problemas a la de planteamiento y diseño de soluciones; a pasar de la reacción ante los problemas a la anticipación de los mismos. Debemos partir del convencimiento de que los esfuerzos productivos y de mercado, sensatamente conducidos, pueden ser herramientas de desarrollo al mismo tiempo que de conservación de nuestro capital natural. Pero también estamos convencidos de que para ello es indispensable la rectoría del gobierno, informado de manera pertinente, certera y oportuna con lo mejor de nuestros conocimientos acerca de dicho capital natural.

Es esto lo que motiva el esfuerzo de la presente obra: poner a disposición de un amplio público, incluyendo el sector gubernamental, la mejor información disponible sobre lo que poseemos en cuanto a capital natural en el país, el estado de conservación del mismo, el potencial de utilizarlo de manera sensata y los escenarios de posibles trayectorias que pudiese tomar ese capital, dadas diversas decisiones y acciones políticas gubernamentales o de la sociedad en general, para delinear aquellas opciones que permitan congeniar la aparente tensión entre conservarlo y utilizarlo con miras al bienestar social.

El estudio *Capital natural de México* se ha enfocado a analizar toda la gama de los ecosistemas del país, desde los más prístinos hasta aquellos que han sido seriamente modificados, ya sean terrestres o marinos. Muchos de los capítulos hacen referencia a los servicios que los ecosistemas prestan a la sociedad y cómo el estado de salud de los ecosistemas afecta dichos servicios. También se describen, desde varias perspectivas, los diversos elementos de la biodiversidad y lo que conocemos de ellos. En ese sentido, cabe destacar que cerca de dos terceras partes de la biodiversidad mundial, medida a partir del número de especies, se localizan en un puñado de países conocidos como megadiversos. México forma parte de ellos y es además uno de los que al contar con un gran número de especies endémicas tiene una alta prioridad y se encuentra entre las cinco naciones con mayor riqueza biológica y cultural. Dentro de sus fronteras existe también una de las más grandes riquezas de ecosistemas terrestres del mundo, así como una extraordinaria diversidad marina, lo cual se ejemplifica al ser el único país que posee un mar propio, el Mar de Cortés, que destaca por su extraordinaria biodiversidad y por los recursos biológicos que alberga.

No se puede dejar de señalar, asimismo, la exuberante agrobiodiversidad, que ha llevado a que México sea reconocido en el ámbito mundial como uno de los principales centros de domesticación de plantas útiles para la humanidad.

Antecedentes

El presente estudio surge motivado por la necesidad de realizar una segunda evaluación de la biodiversidad del país. La primera fue elaborada bajo la coordinación de la Conabio y publicada en 1998, con información de fuentes bibliográficas en su mayoría anteriores a 1995. Dicho estudio fue un primer esfuerzo por dar a conocer una síntesis descriptiva de la biodiversidad de México, que permitió cumplir con los acuerdos adquiridos al firmar y ratificar el Convenio sobre la Diversidad Biológica. La información compilada entonces fue utilizada para plantear la Estrategia Nacional para la Conservación de la Biodiversidad de México (publicada en 2000) y como base para el diseño o evaluación de algunos proyectos ambientales y para la difusión de la importancia de la diversidad biológica de México y los principales aspectos relacionados con su conservación. También ha servido como una guía nacional para que los estados de la República trabajen en sus propios informes.

Este segundo estudio arranca de la experiencia del primero, pero tiene un horizonte muy diferente: intenta hacer una evaluación de los ecosistemas, tanto terrestres como acuáticos (marinos y epicontinentales) de México; abarca también el concepto de servicios ecosistémicos en la medida que estos han podido ser considerados. Analiza, además, el estado actual de la biodiversidad desde el nivel genético hasta el de los ecosistemas, los factores que han influido en el cambio de esa biodiversidad y las tendencias de dicho cambio, las capacidades nacionales que han permitido o limitado el conocimiento, el uso racional y la conservación de la biodiversidad, así como los escenarios que podrán presentarse dadas ciertas circunstan-

cias de políticas públicas, inversión en el sector ambiental, etc. Se ha hecho uso extensivo de las grandes bases de datos con que cuenta la Conabio, y se han realizado amplias consultas a expertos nacionales y extranjeros; se han llevado a cabo análisis novedosos de la información primaria disponible, yendo mucho más allá de los análisis de fuentes secundarias que caracterizaron el primer estudio.

Hemos usado aquí el concepto de capital natural para referirnos no solo a la biodiversidad representada por especies y comunidades, sino también a los servicios que los ecosistemas proveen a la sociedad en forma de bienes tangibles y valiosos; a otros aspectos como la biodiversidad generada por la gente (los cultivos y el conocimiento nativo acerca de ellos), y —aunque de manera más limitada— a la misma diversidad cultural como un elemento esencial para entender buena parte de las relaciones entre las sociedades y sus recursos a lo largo del tiempo. Se ha querido contribuir a inculcar en la sociedad una cultura que promueva la diversidad, que impulse una mayor apreciación del enorme valor de los servicios ambientales que nos proporciona la rica naturaleza de México y que aporte elementos determinantes para arraigar la decisión de conservar nuestro cada vez más amenazado patrimonio natural.

Hoy contamos con información más completa y solvente y en cantidades mucho mayores que hace 15 años. Ahora es necesario integrarla, analizarla y ponerla a disposición de los sectores interesados, tanto de los diferentes niveles de gobierno como de una sociedad cuya demanda de información confiable y reciente ha crecido de manera notable.

Este estudio se distingue en particular por la amplia participación de diversos especialistas, lo que representa un esfuerzo sin precedente para brindar información fundamentada que proporcione sólidos elementos de juicio para quienes toman decisiones, e intenta sentar las bases de una agenda ambiental de México para los próximos 10 años que sea útil y atractiva para los legisladores, los funcionarios en áreas ejecutivas de diferentes niveles de gobierno, la comunidad académica, las organizaciones civiles, la industria, los medios y la sociedad civil. Quisiéramos que también fuese útil para otros muy importantes tomadores de decisiones: los dueños tradicionales de los ecosistemas de nuestro país, pero es claro que en este sentido tenemos que trabajar mucho más, tanto en producir el tipo de información pertinente como en encontrar las mejores vías de comunicarlo.

En junio de 2006, cuando los capítulos ya tenían bien esbozado su contenido, se publicó un documento sintético (*Capital natural y bienestar social*) que reunía las principales ideas y reflexiones incluidas en ellos, con la finalidad de contribuir al debate nacional durante el proceso de cambio de administración pública y destacar la importancia de incorporar la visión ambiental, particularmente de la conservación y uso de la biodiversidad, en la planeación del desarrollo nacional para el periodo 2006-2012.

Objetivo central

Hemos tratado de integrar la fuente más completa de información primaria, actualizada, descriptiva, analizada y sintetizada sobre el estado del conocimiento, la conservación y el uso de la diversidad biológica de México, y de los servicios ambientales (o ecosistémicos) que presta. No ha sido el propósito de la obra presentar resultados inéditos provenientes de nueva investigación, sino organizar, evaluar y sintetizar el conocimiento disponible y, como resultado de ello, dar una opinión fundamentada del estado de la situación, de los logros y las limitaciones, los avances y los retrocesos en todo lo que se refiere al manejo sustentable, la conservación y la restauración de nuestro capital natural. En los casos en que ha sido posible, se ha empezado a hacer referencia a las consecuencias de este estado de cosas sobre el bienestar social de los habitantes del país, especialmente de quienes viven y dependen de los ecosistemas. Quisiéramos pensar que comenzamos a trazar un camino en lo que se refiere al análisis de la forma en que la calidad y cantidad de los componentes de la biodiversidad, incluyendo los servicios ecosistémicos, afectan el bienestar de la población del país. Pensamos que este es un camino que debemos recorrer de manera realmente interdisciplinaria en el futuro. Hemos empezado por darle un énfasis especial a los servicios que proporcionan los ecosistemas (resumideros de bióxido de carbono, productores de alimento, captadores de agua para el mantenimiento de acuíferos, ríos, lagos, humedales, retensores de suelo y conservadores de la fertilidad del mismo, proveedores de polinizadores, etc.).

Con esa misma idea fue elaborado el estudio global del Millennium Ecosystem Assessment (MA) —una evaluación sobre el estado de salud de los ecosistemas del planeta y su influencia en el bienestar humano—, que ha servido de fuente de inspiración para varios de los enfoques del nuestro, y que en los próximos años seguramente se irá extendiendo a otros estudios regionales. La conciencia acerca de la forma en que la humanidad demanda

crecientemente los servicios ecosistémicos ha crecido a un punto en el que las transacciones entre los diversos servicios que prestan los ecosistemas se empiezan a analizar cada vez más de manera cotidiana y todas las estadísticas indican que esa tendencia de análisis aumentará muy notablemente en las siguientes décadas. Por ejemplo, un país puede incrementar su abasto de alimentos convirtiendo sus ecosistemas naturales en sistemas agrícolas, pero esto tendrá como resultado una reducción en la cantidad de otros servicios de igual o mayor importancia —y por lo general irreemplazables—, como la provisión de agua, la captura de bióxido de carbono de la atmósfera, la regulación de inundaciones y azolves o el control de la desertificación.

Existen claros indicios de que tanto a escala mundial como regional y local hay una severa degradación de la capacidad de los ecosistemas para proveer dichos servicios, incluidos los de producción de alimentos en ambientes terrestres y marinos. Los resultados del MA indican que la mayor parte de las regiones ecológicas del planeta y de los servicios de los ecosistemas están en franco proceso de degradación. Estos resultados son evidentes también, como lo verá el lector de esta obra, en el caso de México.

De acuerdo con lo anterior, en el estudio sobre el *Capital natural de México* intentamos:

- Identificar opciones de conservación y manejo sustentable de la diversidad biológica de México contenida en los ecosistemas del país, con ventajas para la población, en especial la que habita o usufructúa dichos ecosistemas de los que derivamos numerosos servicios y beneficios.
- Establecer claramente, como parte de la visión general de quienes toman decisiones, que cambiar el uso actual de un ecosistema por otro cualquiera tiene aspectos positivos (por ejemplo, la ganancia económica de un cultivo) y negativos (la pérdida y disminución de servicios ambientales como los mencionados), y que tomar una decisión que afecte un ecosistema debe ser el resultado de un conjunto de políticas multisectoriales de Estado que contemplen los efectos que se producirán en cada uno de los sectores económicos y sociales afectados.
- Ayudar a identificar las acciones locales de manejo sustentable y conservación (que con frecuencia son las más eficaces, pero las más difíciles de planear) y articularlas con las de otros niveles (estatales, nacionales, regionales e incluso mundiales).

Al comenzar los trabajos para la redacción de esta obra se definió un marco conceptual que se distribuyó a todos los autores y coautores de los capítulos, así como a los revisores externos de los mismos. Ese marco cuenta con una estructura lógica para evaluar el estado, las tendencias y respuestas del conocimiento, la conservación, el uso, las capacidades y los posibles escenarios futuros de la diversidad biológica de México.

Hemos procurado realizar una evaluación científica de la información existente y definir así qué componentes de lo que conocemos nos ofrecen las bases más firmes para, por un lado, tener una idea lo más realista posible de la situación en que se encuentra la conservación y el manejo sustentable de nuestro capital natural, y por otro sugerir las mejores opciones de acciones y políticas. Los autores han hecho un esfuerzo para que tales evaluaciones consideren problemas concretos, sean científicamente verosímiles, políticamente imparciales y respondan a las necesidades de quienes toman decisiones, es decir, que sean pertinentes. Una evaluación es creíble si los pares dentro de la comunidad científica avalan que la información científica y técnica es fidedigna y factible. Por ello numerosos revisores externos —que no tomaron parte en la redacción del capítulo que evaluaron— fueron invitados para validar los textos escritos por sus colegas; sus comentarios fueron analizados y atendidos por los autores responsables de los capítulos. La pertinencia de la información en los capítulos será juzgada por los usuarios de la obra. Esperamos su opinión y evaluaremos qué tanto será considerada o utilizada para cambiar decisiones políticas. Los autores han procesado la información de la manera más imparcial posible, para que sea del conocimiento de las instancias gubernamentales, el sector privado y la sociedad civil.

No ha sido propósito del presente documento proporcionar recomendaciones precisas sobre políticas necesarias o correcciones y adiciones a las mismas relacionadas con los diferentes asuntos abordados a lo largo de la obra. Ciertamente, de las evaluaciones hechas en los capítulos, sobre todo en los referentes a lecciones aprendidas, se pueden desprender cursos de acción que se consideren apropiados para reforzar políticas o acciones, innovarlas o corregirlas.

Además del material impreso en cada capítulo, la obra incluye abundantes datos básicos en discos compactos adjuntos a cada volumen. Un componente en especial relevante es el (CD 1) que contiene el listado de las especies que se conocen y han sido descritas como presentes en nuestro territorio y nuestros mares. Es un listado que,

como todos los listados del mundo, siempre está cambiando, y su actualización es una tarea en constante proceso y deberá mantenerse en permanente revisión. Además, la obra estará disponible en línea en la página web de la Conabio. Con esto pretendemos estimular el interés de los expertos para que con su ayuda podamos ampliar este listado, lo cual se hará de forma supervisada para asegurar que solamente información verificada por especialistas sea añadida. Esperamos también que al contar con toda la información de la obra disponible en línea, su difusión sea mayor y se estimule la investigación en temas fundamentales para el país.

El tratamiento de los temas en los capítulos se complementa donde es pertinente con mapas, figuras y cuadros, muchos de ellos originales, así como con recuadros que contienen estudios de caso, escritos en su mayoría por especialistas del tema. Esto tiene la ventaja adicional de ampliar el abanico de autores, y de enriquecer y hacer más representativo el trabajo de la obra al incorporar nuevos puntos de vista.

La obra *Capital natural de México*, que comenzó a elaborarse en 2005, consta de cinco volúmenes: I. *Conocimiento actual de la biodiversidad;* II. *Estado de conservación y tendencias de cambio;* III. *Políticas públicas y perspectivas de sustentabilidad;* IV. *Capacidades humanas, institucionales y financieras*, y V. *Escenarios futuros*. Cada volumen ha tenido un grupo de compiladores a cargo del desarrollo del mismo; los capítulos cuentan con uno o varios autores responsables que coordinaron a todos los coautores y a los autores de los recuadros, en caso de que los haya. De estos cinco volúmenes, los tres primeros se publicarán en 2008 y los dos últimos en 2009. Para los tres primeros, el número total de capítulos es de 45, y en ellos participaron 648 autores provenientes de 227 instituciones tanto académicas como gubernamentales y de organizaciones civiles de la mayor parte de las entidades de la República, y 96 revisores externos.

Agradecimientos

Este ha sido un esfuerzo excepcional que constituye un ejemplo de colaboración académica y técnica. La obra se habrá logrado con la participación voluntaria de quienes colaboraron en ella y demuestra el claro deseo de todos ellos de ofrecer lo mejor de su conocimiento para beneficio de nuestro país. No hay muchos ejemplos en los que más de 600 académicos y profesionales se hayan unido para hacer el análisis de un tema fundamental para el país, como es el capital natural de México.

Esa fue la labor de los compiladores de los cinco volúmenes, de los autores responsables de cada capítulo y sus coautores y de los autores de recuadros o apéndices de los capítulos. También debemos reconocer de modo especial el trabajo de los revisores externos. Los nombres de los compiladores de los volúmenes se incluyen al principio de los mismos y, de igual manera, los autores responsables encabezan cada capítulo, seguidos de los coautores del mismo, y se consignan también los nombres de los revisores externos. Deseamos expresar nuestro especial agradecimiento a todas las instituciones a las que pertenecen los participantes y que están mencionadas en las listas de autores y de revisores de cada volumen.

El trabajo de coordinación de toda la obra fue llevado a cabo por un pequeño secretariado en la Conabio, apoyado en un grupo de colaboradores contratados para esta tarea. Debo reconocer aquí la enorme contribución, durante todo el proceso de producción de la obra, de Patricia Koleff, Georgina García Méndez, Marcia Tambutti, Andrés Lira Noriega, Tania Urquiza Haas, Nubia Morales, Romeo López Camacho y Magali Santillán, quienes desempeñaron esta tarea sin descanso.

Los compiladores de los volúmenes de que consta la obra recibieron el apoyo y la asistencia directa de las siguientes personas: Olivia Yáñez en el volumen I, Juan Carlos López Acosta en el volumen II y Paula Meli en el volumen III. A todos ellos nuestro agradecimiento acorde con su participación y ayuda.

Es de elemental justicia reconocer aquí también el profesional trabajo de producción y cuidado editorial del grupo que encabeza Antonio Bolívar, quien desde el inicio de la redacción de los capítulos participó en la concepción editorial y en el establecimiento de las normas para los autores.

José Sarukhán
Coordinador general



Guía de lectura

Introducción

Como toda región con antiguas culturas indígenas, en México el conocimiento de los elementos naturales se ha desarrollado a lo largo de milenios; no solamente existen fuentes documentales que nos permiten asomarnos a lo que fue el enorme acervo acumulado por los antepasados aborígenes, sino que aún hoy sobrevive una amplia y dinámica corriente de conocimientos que se conserva y desarrolla en las comunidades campesinas y rurales. Este variado y rico corpus se ha mantenido parcialmente vivo; a veces ha sido ignorado, otras excluido, y en ocasiones se ha aceptado y reconocido por esa otra gran vertiente de conocimiento que es la ciencia "occidental", la cual ha sido determinante para el estudio de la singular riqueza biológica de México.

En forma reiterada se menciona que nuestro país carece de información científica sobre su diversidad biológica. Esta afirmación debe tomarse en un sentido relativo. Si consideramos todo lo que falta por avanzar, es claro que el trecho es largo. Pero si vemos lo que se ha avanzado en conocimiento, es imposible dejar de advertir que los científicos de México, y muchos del extranjero, así como importantes grupos indígenas y campesinos han acumulado un significativo cuerpo de información que debe servir de base para que los gobiernos tomen decisiones correctas sobre el uso de nuestros recursos naturales y para que una ciudadanía educada pueda evaluar las opciones y consecuencias de las diferentes acciones implementadas tanto por los funcionarios gubernamentales en sus distintos niveles como por otros actores sociales.

En este primer volumen de *Capital natural de México*, se presenta una síntesis del conocimiento existente sobre los distintos componentes de la diversidad biológica del país. Aunque el énfasis está puesto en el conocimiento científico, se abordan temas relacionados con los saberes tradicionales e indígenas. Hay algunas características de la presente obra que la hacen diferente de los estudios sintéticos del pasado (Ramamoorthy *et al.* 1993; Flores-Villela y Gerez 1994; Conabio 1998). En primer lugar, esta es fruto de una amplia participación nacional; es el resultado de un trabajo conjunto de instituciones de gobierno y universidades o centros de investigación, así como de organizaciones civiles, y es una muestra clara del gran crecimiento y diversificación que el país ha tenido en las últimas décadas, no solo en términos de capacidades y recursos humanos, sino también en la madurez de sus instituciones. Hace 20 años hubiera sido difícil que gobierno, investigadores y organizaciones civiles y sociales hubieran trabajado juntos, de igual a igual, en un estudio de esta naturaleza.

Una segunda característica que la diferencia de las que la anteceden es la existencia de bases de datos electrónicas y de cartografía digital para realizar diferentes análisis. Si bien no se trata de una obra en la que se presenten los resultados de conocimiento nuevo en lo que se refiere a la biota de México como producto de investigaciones originales, sí se presentan nuevos mapas, así como resultados de los análisis de la cartografía digital y de algunas de las bases de datos con que cuenta en la actualidad la Conabio. La participación de la comunidad científica nacional e internacional, con la ayuda y la utilización de tecnologías informáticas, permitirá mantener actualizados muchos de los resultados compilativos aquí incluidos, ya que se pretende abrir un sitio especial en la página web de la Conabio paralela a la obra, donde se podrán actualizar de manera constante partes importantes de ella.

El hecho de que México sea el cuarto país del mundo en términos de indicadores sobre diversidad biológica (Mittermeier y Mittermeier 1992) debe ser motivo de un profundo orgullo para nuestra sociedad, pero a la vez representa una responsabilidad ética para los mexicanos. Somos los herederos de una enorme variedad de especies y biotas que contienen vías metabólicas y secuencias genéticas que son únicas en el mundo (con cientos de especies domesticadas o semidomesticadas, como producto de complejos procesos culturales). Por ello, cada vez que una especie se extingue en nuestro país, irreversiblemente se cierra una puerta hacia el futuro; estas son puertas que pueden conducir a avances en la medicina o en la industria, a mejoras agrícolas por medio de la investigación científica y tecnológica, así como a la inspiración para la creación artística, y a la satisfacción espiri-

tual que se deriva de contemplar y verse en una naturaleza sana. Cuando las especies se extinguen estas puertas se cierran una a una, para no volverse a abrir. Los argumentos económicos para utilizar de manera no destructiva nuestro capital natural son muchos y claros. Las razones más profundas son de orden ético: no tenemos derecho a heredar a las generaciones venideras un laberinto lleno de puertas cerradas.

Para leer este volumen

Desde el punto de vista del conocimiento científico, la diversidad biológica se acostumbra analizar desde tres perspectivas diferentes: una llamada biótico-ecosistémica, referente a los grandes agregados de especies como se encuentran en los biomas, ecorregiones y comunidades naturales, en conjunto con los procesos ecológicos, geológicos y evolutivos que los constituyen; una perspectiva taxonómico-filogenética, que se relaciona con las especies y los grupos taxonómicos superiores en los que están incluidas, y, finalmente, una perspectiva suborganísmica orientada a las estructuras y procesos moleculares, pero con gran énfasis en los aspectos genéticos y metabólicos. Estos puntos de vista suelen llamarse —esquemáticamente— los *niveles de la biodiversidad*. Esta subdivisión en enfoques o niveles ecosistémico (biótico), específico (organísmico) y genético (molecular) constituye la columna vertebral del primer volumen. Esta estructura también corresponde a las definiciones incluidas en el Convenio sobre la Diversidad Biológica (<*http://www.cbd.int/*>). La riqueza de perspectivas propias de los conocimientos tradicionales fue tratada parcialmente en esta obra, no solo por la magnitud que de otra manera habría representado la tarea, sino por la carencia de fuentes adecuadas. Así, de acuerdo con tal esquema, este volumen, titulado *Conocimiento actual de la biodiversidad*, está dividido en cinco partes: La perspectiva biogeográfica y ecosistémica; El conocimiento acerca de las especies; El conocimiento de la variabilidad genética; Diversidad cultural y domesticación de la biodiversidad, y Lecciones aprendidas.

El primer capítulo, 'El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural', presenta una visión de la geografía histórica sobre la biota (la flora y la fauna terrestres) de México. El propósito es presentar una clasificación geográfica del territorio basada en los grupos de especies endémicas que se encuentran en diferentes regiones. Se habla de los países megadiversos y se mencionan las principales razones fisiográficas e históricas que explican la variedad de asociaciones vegetales y sus respectivas faunas. También se presenta un repaso de las subdivisiones biogeográficas que se han hecho en el pasado. El énfasis está puesto en los factores históricos que influyen sobre la heterogeneidad con que la flora y la fauna terrestres se distribuyen en el país. Este capítulo tiene una relación directa con el segundo, 'La perspectiva biogeográfica histórica', en el cual se analizan con particular detalle los procesos histórico-evolutivos que explican la compleja diversidad biológica en la llamada Zona de Transición Mexicana, donde se entrelazan las regiones Neártica y Neotropical. En este capítulo se define el concepto de patrón biogeográfico y se sintetiza el conocimiento sobre cómo las expansiones bióticas ocurridas en diferentes periodos geológicos influyeron de manera diferenciada para explicar los patrones que se observan en insectos, vertebrados terrestres y plantas vasculares. El tercer capítulo, 'Los ecosistemas terrestres', complementa los dos primeros al presentar subdivisiones de la geografía de México basadas en criterios fundamentalmente fisonómico-florísticos, es decir, de las especies y formas que componen la vegetación; el énfasis de este capítulo es ecológico, más que evolutivo. En los capítulos cuarto y quinto se describen los correspondientes ecosistemas acuáticos, tanto dulceacuícolas como marinos, destacando algunos de los servicios ambientales que prestan. Finalmente, en el capítulo sexto, 'Diversidad de procesos funcionales en los ecosistemas', se hace una de las primeras revisiones de los grandes ciclos y procesos funcionales que están presentes en los ecosistemas de México y que son la base de servicios ambientales como la producción de oxígeno, la fijación de carbono, y otros que benefician a nuestra sociedad. Para obtener una evaluación económica de los servicios ambientales es indispensable partir de la cuantificación de los procesos ecosistémicos, misma que México ya está en condiciones de iniciar.

La segunda parte se dedica a la perspectiva de estudio de la biodiversidad orientada a las especies que constituyen los ecosistemas. A menudo, esta perspectiva se llama también taxonómica, porque el énfasis está puesto en las unidades taxonómicas en las que se clasifica el universo conocido de seres vivos. En el capítulo séptimo, 'Desarrollo y situación del conocimiento de las especies', se presentan los principales impulsos en el largo proceso por el cual se ha llegado al conocimiento de la biota de nuestro país, comenzando con algunos elementos del conocimiento registrado en tiempos prehispánicos. Se men-

cionan las principales expediciones, el desarrollo de las instituciones, las publicaciones y diversos aspectos sobre la actividad de los principales científicos que han construido, a lo largo de siglos, el respetable acervo de conocimientos con el que cuenta México respecto a las especies vivas que habitan su territorio. Este capítulo es un antecedente indispensable para el undécimo, donde se presenta un gran avance colectivo sobre el resumen de la lista de especies conocidas de México. El octavo capítulo, 'Situación legal de la recolecta científica', consiste en una revisión de los principales elementos de legislación que afectan la obtención de los materiales primarios para los estudios taxonómicos y genéticos en México, esto es, la recolecta con fines científicos. El capítulo pretende ofrecer una panorámica de un tema que muy pocos biólogos conocen con adecuado detalle, pero que afecta a todos aquellos que obtienen muestras de estudio en el campo. Se introduce también el tema de la propiedad del conocimiento tradicional de los pueblos indígenas, mismo que se desarrolla con mayor amplitud en el capítulo decimoséptimo.

El capítulo noveno, 'La diversidad en el pasado', aporta una visión panorámica del conocimiento existente sobre las especies fósiles en México. Empieza con una revisión de los procesos tectónicos principales que han afectado la fisiografía y los climas del país. El énfasis está puesto en los vertebrados del Cuaternario, los moluscos del Pleistoceno, que pese a ser comparativamente bien conocidos aún requieren exploraciones muy extensas, y la paleobotánica desde el periodo Cretácico; también se mencionan algunos aspectos sobresalientes de la paleobiodiversidad marina de México. Este capítulo proporciona el marco de referencia para el décimo, 'Extinción de especies', donde se revisan algunas de las causas principales que han conducido a la extinción de las especies y se presenta una lista actualizada de las especies de flora y fauna que se consideran extintas o extirpadas (cuando aún subsisten poblaciones fuera del territorio nacional).

El capítulo undécimo, 'Estado del conocimiento de la biota', representa una aportación significativa al conocimiento de la diversidad biológica de México, ya que en él se reúnen, por primera vez en forma sintética, avances de una revisión exhaustiva de los taxones y las especies descritas que se encuentran en nuestro país, que hasta ahora comprendemos en cerca de 81 540. Dada la inevitable temporalidad de la información que se presenta en este capítulo, se acompañará con un disco compacto (CD 1) con los datos crudos; esta base de datos estará disponible en la página web de la Conabio y, un poco más adelante, en un portal que podrá ser actualizado permanentemente por especialistas. La riqueza de especies también se analiza por entidad federativa de la República. Estos datos de riqueza se complementan en el duodécimo capítulo, 'Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies', donde se presenta por vez primera un análisis comparativo de la riqueza de especies y del componente β de la diversidad de los vertebrados terrestres de México. Este capítulo representa un antecedente para el tema 'Identificación de prioridades y análisis de vacíos y omisiones para la conservación de la biodiversidad de México', que es abordado en el segundo volumen de la obra. Finalmente, esta parte concluye con un capítulo que vincula la visión a nivel de especies con el punto de vista ecosistémico, 'Grupos funcionales', en el que se revisa la diversidad biológica de nuestro país a nivel específico, pero desde una perspectiva funcional. Los servicios ambientales prestados por grupos de especies que realizan funciones como la polinización, la fijación de nitrógeno, las simbiosis micorrízicas, la dispersión de semillas, etc., constituyen una externalidad económica que es difícil medir o cuantificar, pero cuya relevancia es imposible poner en duda. Este capítulo representa la primera revisión de la biodiversidad de nuestro país desde esta perspectiva esencial e íntimamente relacionada con el bienestar social.

La tercera parte trata del conocimiento de la variabilidad desde una perspectiva genética. Comienza con un capítulo sobre 'La variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México', donde se revisan las principales escuelas y variantes de estudios genéticos del país. El capítulo decimoquinto, 'La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas', contiene una revisión completa del conocimiento en México sobre la variabilidad genética de las especies que habitan el territorio nacional, para grupos de organismos de todos los reinos y estimada con diferentes metodologías, y comenta los resultados desde una perspectiva conservacionista.

En la cuarta parte se incluyen capítulos relacionados con la utilización de la biodiversidad por grupos tradicionales y la domesticación de especies. El capítulo decimosexto, 'La diversidad lingüística y el conocimiento etnobiológico', es una síntesis de las principales lenguas indígenas que se hablan en México, incluyendo los trabajos conocidos publicados en cada lengua sobre etnobotá-

nica, etnozoología y etnoecología. En el capítulo decimoséptimo, 'Marco legal para el conocimiento tradicional sobre la biodiversidad', se aborda brevemente la compleja problemática legal asociada con la protección del conocimiento tradicional, área en la que en nuestro país (y en la mayor parte del mundo) subsisten aún enormes vacíos legales. El capítulo decimoctavo, 'Biodiversidad humanizada', contiene una revisión de los procesos de domesticación principales que se han llevado a cabo en especies del territorio de nuestro país.

Finalmente, la quinta parte contiene un solo capítulo en el que, como conclusión general del volumen, se exponen los principales avances, obstáculos, vacíos y problemas en torno al conocimiento actual de la biodiversidad de México, a manera de "lecciones aprendidas", y se resalta la necesidad de incrementar la participación ciudadana y de interpretar y aprovechar el enorme acervo del conocimiento tradicional de México.

Referencias

Conabio. 1998. *La diversidad biológica de México: estudio de país.* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo.* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Mittermeier, R., y C.G. Mittermeier. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México, en J. Sarukhán y R. Dirzo (comps.), *México ante los retos de la biodiversidad.* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, pp. 63-73.

Ramamoorthy, T.R., R. Bye, A. Lot y J. Fa. 1993. *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution.* Oxford University Press, Nueva York.

Índice general

Tercera parte. El conocimiento de la variabilidad genética

Cuarta parte.
Diversidad cultural y domesticación de la biodiversidad

Quinta parte. Lecciones aprendidas

Siglas y acrónimos

Bangev Banco Nacional de Germoplasma Vegetal
CCA Comisión para la Cooperación Ambiental de América del Norte
CDB Convenio sobre la Diversidad Biológica
CIAD Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C.
Cibnor Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
CICESE Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Conacyt
CICY Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán, A.C.
CIIDIR Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, IPN
CIMMYT Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo
CITES Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres
Cinvestav Centro de Investigación y de Estudios Avanzados, IPN
CNA Comisión Nacional del Agua, Semarnat
CONABIO Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
Conacyt Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología
Conafor Comisión Nacional Forestal, Semarnat
Conanp Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Semarnat
DOF *Diario Oficial de la Federación*
Ecosur El Colegio de la Frontera Sur
ENA Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo
ENCB Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN
FAO Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación
IB-UNAM Instituto de Biología, UNAM
IE-UNAM Instituto de Ecología, UNAM
IGBP International Geosphere and Biosphere Programme
IGF-UNAM Instituto de Geofísica, UNAM
IIA Instituto de Investigaciones Agrícolas, Universidad de Costa Rica
IMSS Instituto Mexicano del Seguro Social
INAH Instituto Nacional de Antropología e Historia
Inali Instituto Nacional de Lenguas Indígenas
INE Instituto Nacional de Ecología, Semarnat
Inecol Instituto de Ecología, A.C.
INEGI Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática
INI Instituto Nacional Indigenista
INIA Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, Venezuela
ININ Instituto Nacional de Investigaciones Nucleares, Sener
Inireb Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, A.C.
Inmegen Instituto Nacional de Medicina Genómica
IPN Instituto Politécnico Nacional
IPNI International Plant Names Index
ISI Institute for Scientific Information, EUA
LGDFS Ley General de Desarrollo Forestal Sustentable
LGEEPA Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente
LGPAS Ley General de Pesca y Acuacultura Sustentables
LGVS Ley General de Vida Silvestre
MA Millennium Ecosystem Assessment
Mex-LTER Red Mexicana de Investigación Ecológica a Largo Plazo
NOAA National Oceanic and Atmospheric Administration, EUA
NOM Norma Oficial Mexicana
OIT Organización Internacional del Trabajo, ONU
PPB Productividad primaria bruta
PPN Productividad primaria neta
Ramsar Convención de Ramsar sobre los Humedales
Remib Red Mundial de Información sobre Biodiversidad
Sagar Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural (1994-2000)

Sagarpa	Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (2000-)
SBM	Sociedad Botánica de México, A.C.
Segob	Secretaría de Gobernación
Semar	Secretaría de Marina
Semarnap	Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (1994-2000)
Semarnat	Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (2000-)
SEP	Secretaría de Educación Pública
SMHN	Sociedad Mexicana de Historia Natural, A.C.
SMN	Servicio Meteorológico Nacional
SNI	Sistema Nacional de Investigadores, Conacyt
SNIB	Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad
TLC	Tratado de Libre Comercio de América del Norte
UABC	Universidad Autónoma de Baja California
UABCS	Universidad Autónoma de Baja California Sur
UADY	Universidad Autónoma de Yucatán
UAEH	Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo
UAEMex	Universidad Autónoma del Estado de México
UAM	Universidad Autónoma Metropolitana
UANL	Universidad Autónoma de Nuevo León
UASLP	Universidad Autónoma de San Luis Potosí
UDG	Universidad de Guadalajara
UICN	Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (comúnmente conocida como Unión Mundial para la Naturaleza)
UMSNH	Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo
UNAM	Universidad Nacional Autónoma de México
UV	Universidad Veracruzana
WRI	World Resources Institute
ZEE	Zona económica exclusiva

Primera parte

La perspectiva biogeográfica y ecosistémica



1 El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural

AUTORES RESPONSABLES: David Espinosa Organista • Susana Ocegueda Cruz
COAUTORES: Claudia Aguilar Zúñiga • Óscar Flores Villela • Jorge Llorente-Bousquets
AUTORES DEL APÉNDICE: Susana Ocegueda Cruz • Balbina Vázquez Benítez • David Espinosa Organista
REVISORES: Antony Challenger • Francisco González Medrano • Juan José Morrone Lupi

Contenido

Apéndices

Espinosa, D., S. Ocegueda *et al.* 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 33-65.

Resumen

En el ámbito mundial, México ocupa el lugar 14 en extensión territorial, y en él habita la cuarta biota más rica del mundo —octavo lugar en aves, quinto en flora vascular y anfibios, tercero en mamíferos y primero en reptiles—, que contribuye, en promedio, con 10% de la riqueza global en cada taxón. Su diversidad de ecosistemas y su riqueza genética lo ubican en un lugar privilegiado en el mundo. Esta elevada biodiversidad se explica por su gran complejidad fisiográfica y por su intrincada historia geológica y climática. La flora y fauna mexicanas muestran patrones geográficos correlacionados con el comportamiento del medio físico. La riqueza de especies y de endemismos de cada grupo no son uniformes a lo largo del territorio mexicano, sino que muestran tendencias geográficas y discontinuidades. El endemismo es un recurso para reconocer provincias biogeográficas —áreas con identidad ecológica e histórica sustentadas por la amplia superposición de las distribuciones de varias especies— y para organizarlas en un sistema jerárquico de clasificación biogeográfica. En este capítulo se describe un sistema de clasificación biogeográfica constituido por 20 provincias, con base en la distribución de helechos, coníferas, plantas con flores y vertebrados (anfibios, reptiles, aves y mamíferos), agrupadas en dos reinos, Neártico y Neotropical, que incluyen cuatro regiones, Pacífica Norteamericana (con dos provincias), Zona de Transición Mexicana de Montaña (con ocho), Tropical Árida de América del Norte (con seis) y Caribe (con cinco).

1.1 Introducción

Los llamados países megadiversos son aquellos que pertenecen a una muestra de 10% de los países en los que el mundo está dividido (~170 países), de tal forma que por combinación de sus especies se obtiene la máxima diversidad biológica posible, tanto en número de ecosistemas (terrestres y acuáticos), como de especies y riqueza genética. México se ubica en el cuarto lugar de ese privilegiado grupo de 17 países que conjuntamente albergan cerca de 70% de las especies conocidas, y con frecuencia contribuye con 10% de la riqueza biológica global de cada taxón (Mittermeier *et al.* 1997; Sarukhán y Dirzo 2001; véanse datos actualizados en Llorente y Ocegueda, capítulo 11 de este volumen); por ejemplo, México ocupa el segundo lugar en especies de reptiles y está entre los cinco primeros lugares en anfibios, mamíferos y plantas con flores (Fig. 1.1). México es, pues, un país megadiverso por su elevado número de especies, pero también por su riqueza de endemismos (especies exclusivas de México), de ecosistemas y por la gran variabilidad genética mostrada en muchos grupos taxonómicos, resultado de la evolución o diversificación natural y cultural en el país. Las culturas prehispánicas mesoamericanas domesticaron gran número de especies, como el maíz, el jitomate, el amaranto, la vainilla, la calabaza, el algodón, gran variedad de chiles, diversas especies y variedades de nopales y frijoles, así como el cacao, a la vez que usaron cerca de 2 000 especies más, tanto silvestres como cultivadas, con fines alimenticios, terapéuticos, textiles y de construcción (Martínez 1937; Hernández-X. 1993). La diversidad genética puede ejemplificarse con el caso del maíz, que luego de 4 000 años de evolución por domesticación produjo 35 razas y 5 subrazas del grano, al que le dieron al menos 10 usos diferentes (Hernández-X. 1972). Aun en nichos económicos no explotados antes de la conquista, como es el caso de la ganadería, mantenían un acervo biológico extenso que permitió más tarde usar 80 especies nativas de pastos para la cría de ganado vacuno, caprino, lanar y porcino (Hernández-X. 1958-1959).

La gran diversidad biológica de México se expresa como un complejo mosaico de distribución de especies y ecosistemas, en el que se observan tendencias geográficas de su riqueza de especies y patrones de acumulación de especies endémicas (véanse los capítulos 2 y 12 de este volumen). Esta complejidad biológica está relacionada con la gran heterogeneidad del medio físico mexicano, que a su vez es producto de una historia geológica y climática muy compleja.

La fisiografía del territorio mexicano es el resultado de la interacción de cinco placas tectónicas (Ortega *et al.* 2000; Fig. 1.2) —Norteamericana, del Pacífico, Rivera, de Cocos y del Caribe—, cuya acción conjunta ha originado cordilleras por plegamiento (Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur) o por vulcanismo (Sierra Madre Occidental, Faja Volcánica Transmexicana); las mesetas (Altiplano central) y depresiones (Balsas y Chiapas) quedaron confinadas entre las cordilleras principales. Debido a ello, tenemos un territorio que en el norte alcanza casi los 2 000 kilómetros de costa a costa, desde Tijuana (Baja California) hasta Matamoros (Tamaulipas); en contraste, al sureste del país, el Istmo de Tehuantepec apenas rebasa

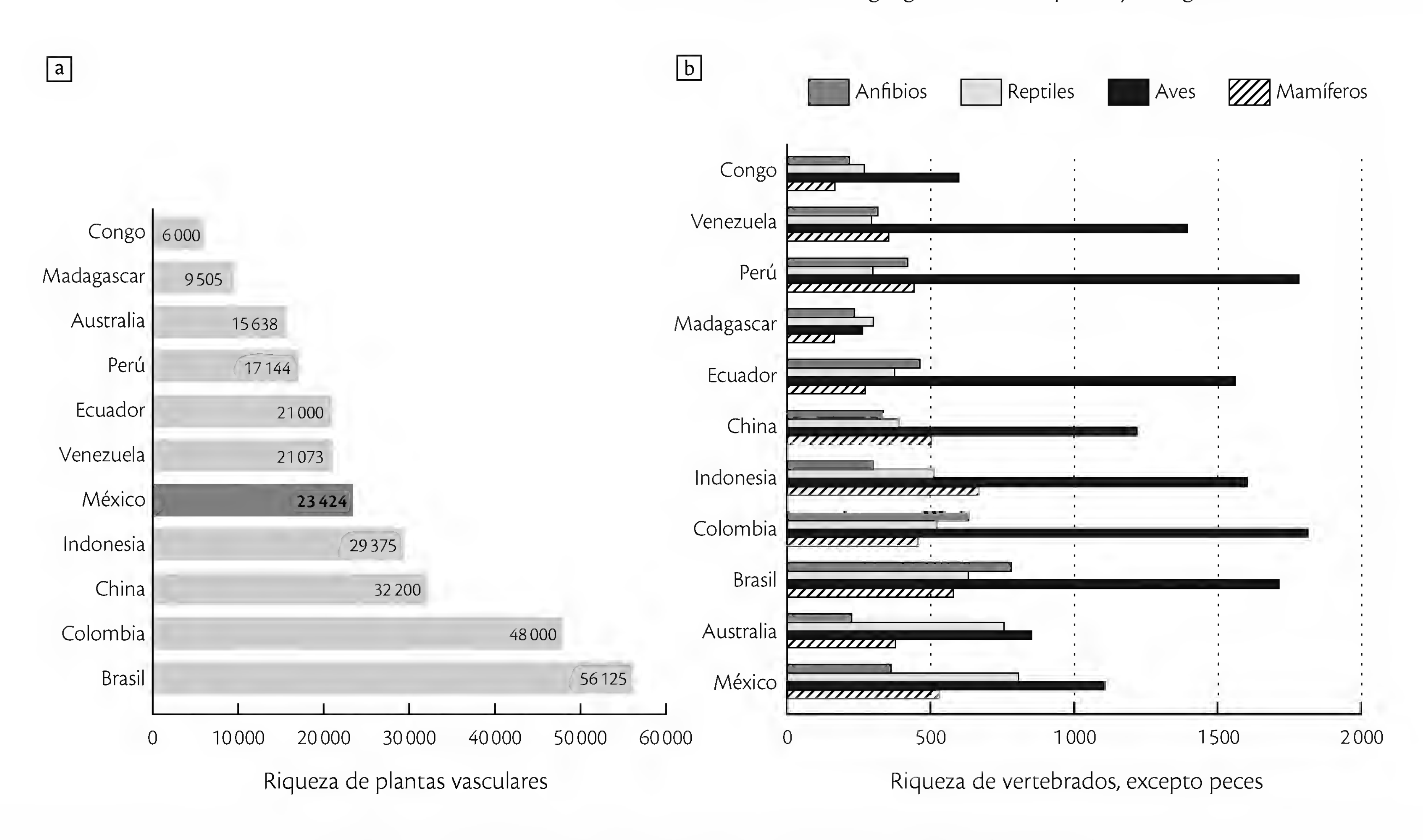


Figura 1.1 Ubicación de México entre los países megadiversos (WRI 2004).

los 200 km de amplitud, en su parte más estrecha. La Península de Yucatán es una amplia planicie que solo en su extremo sur rebasa los 200 m de elevación sobre el nivel del mar; su origen es el resultado de la emersión de la Placa del Caribe. En cambio, la Península de Baja California es una franja larga de terreno montañoso que se extiende de norte a sur, cuyo origen está asociado con los desplazamientos tangenciales de la Placa del Pacífico con respecto a la Placa Norteamericana. Por otro lado, la parte continental del país está conformada por cinco sistemas montañosos, dos grandes llanuras costeras y una altiplanicie. Aun las llanuras y planicies tienen sistemas montañosos aislados que dan lugar a una diferenciación climática importante que repercute en el incremento de la biodiversidad y del número de endemismos. Tal es el caso de las sierras de La Giganta y La Laguna, en la Península de Baja California; la pequeña Sierra de Los Tuxtlas, formada por volcanes aislados relacionados bióticamente con la Faja Volcánica Transmexicana, pero con un alto grado de endemismos, así como la gran cantidad de serranías que cruzan el Altiplano mexicano a diferentes latitudes.

La forma de embudo del territorio mexicano, ancho en el norte y estrecho en el sur, los sistemas montañosos (Sierras Madre) que convergen hacia el sur y sureste de México, la acción de los vientos alisios y la oscilación estacional del cinturón subtropical de alta presión contribuyen a un patrón climático tan diverso que, al aplicar cualquier sistema de clasificación, todos los climas quedan representados en el país (García 2004; Vidal-Zepeda 2005): desde muy secos en el norte, hasta subhúmedos y muy húmedos al sur (Fig. 1.3a); secos y subhúmedos en la vertiente pacífica hasta húmedos con lluvias todo el año en la vertiente del Golfo de México; tropicales sobre las costas y depresiones, hasta fríos en los picos de las montañas más altas, por encima de los 4 000 m de altitud (Fig. 1.3b).

En general, al sur del Trópico de Cáncer la vertiente del Golfo de México es más húmeda que la del Pacífico (Fig. 1.3a), como resultado de la acción de los vientos alisios. En cambio, al norte del Trópico de Cáncer el aire desciende como consecuencia de la convergencia a gran altitud de las corrientes de retorno de los grandes sistemas de vientos (alisios y "del oeste"). Esta gran subsidencia del aire se conoce como anticiclón y es causa de la presencia de los principales desiertos en el mundo. Así, entre los 23° y 30° de latitud norte encontramos los desiertos Sonorense y Chihuahuense. Estas tendencias climáticas se modifican por el relieve, que produce el llamado "efecto de sombra pluvial" sobre todas las cordilleras, donde se

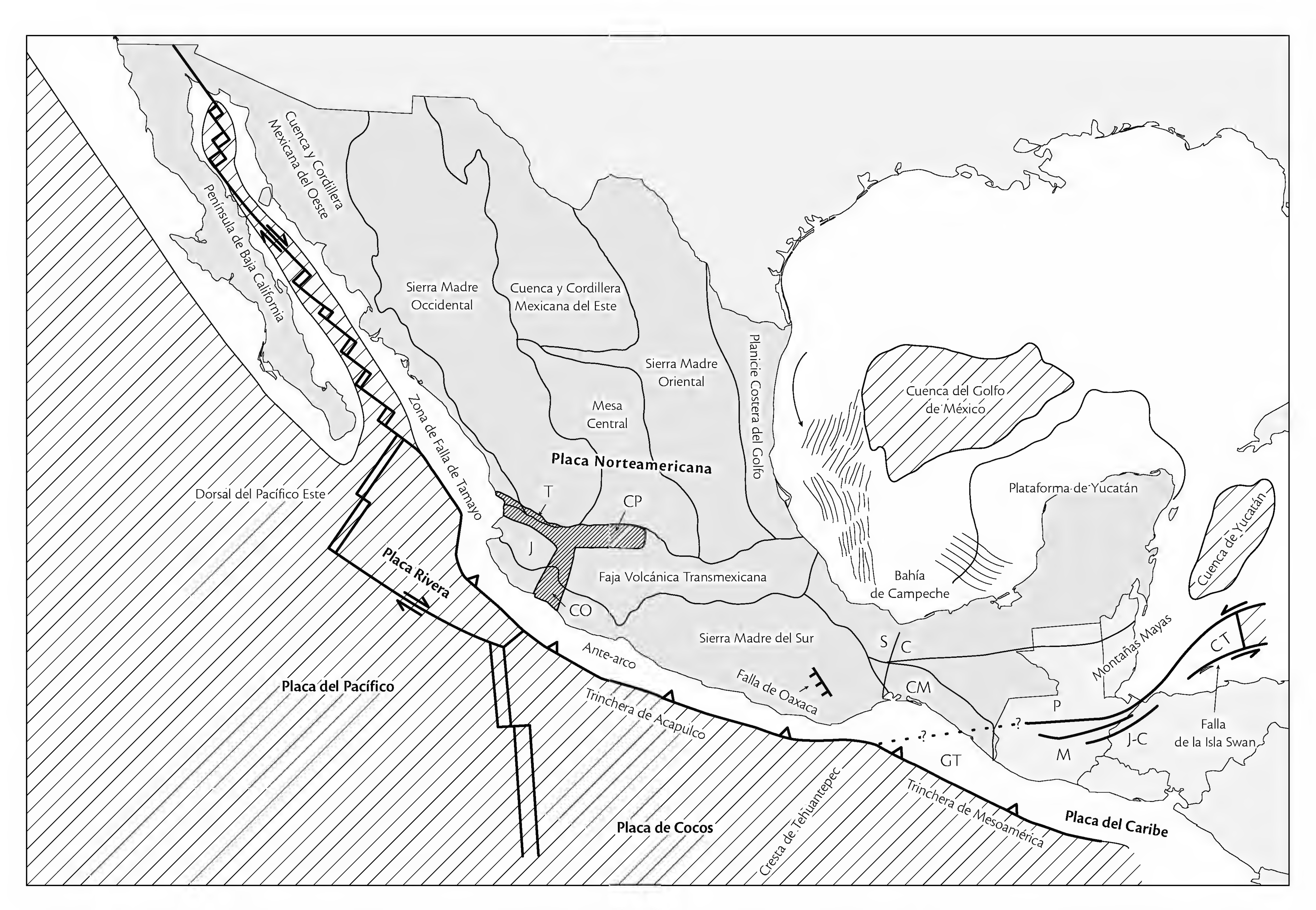


Figura 1.2 Estructuras neotectónicas de México (modificado de Ortega *et al.* 2000): estructuras y provincias (líneas delgadas); límites de placas (líneas gruesas); pliegues del Golfo de México (trazas axiales); litosfera oceánica (diagonales amplias); grabenes (achurado) de Tepic (T), Colima (CO), Chapala (PC); Golfo de Tehuantepec (GT); fallas de Salina Cruz (SC), Polochic (P), Motagua (M) y Jocotán-Chameleón (J-C); Macizo de Chiapas (CM) y Depresión del Caimán (CT).

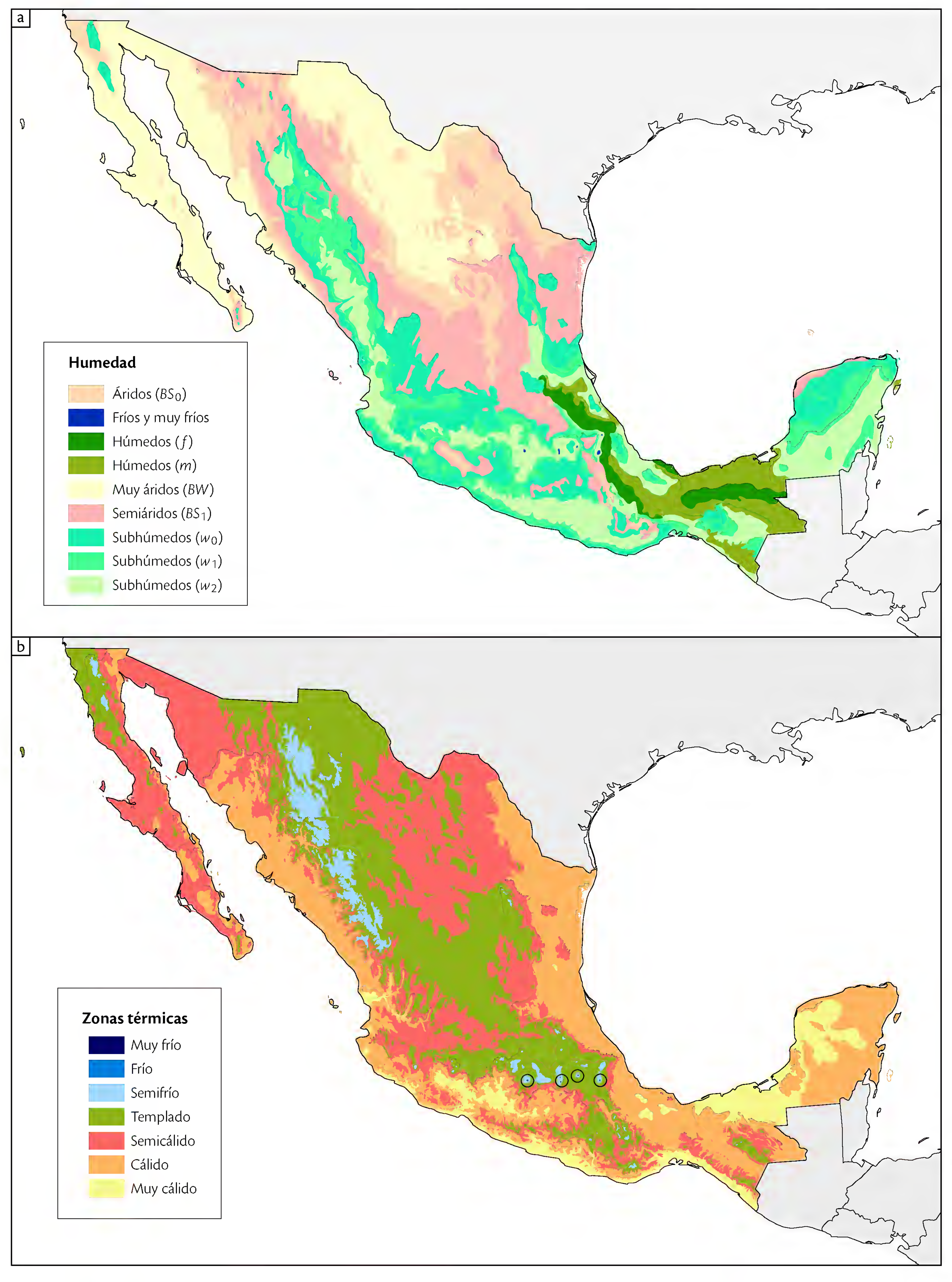


Figura 1.3 Distribución de climas en México, dividida en dos componentes: ***(a)*** distribución de humedad (García-Conabio 1990), ***(b)*** distribución de temperaturas (García-Conabio 1998). Los círculos señalan las zonas muy frías.

alternan una vertiente húmeda a barlovento y otra seca a sotavento (Mosiño 1974). Todas las cordilleras muestran ese patrón. Un caso ilustrativo se apreciará mediante un perfil trazado desde la llanura costera de Veracruz (clima subhúmedo), pasando por la Sierra de Zongolica (clima muy húmedo con lluvias anuales totales cercanas a los 2 500 mm), hasta el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (muy seco con lluvias anuales totales inferiores a los 500 mm).

Las temperaturas tienen un comportamiento correlacionado con la elevación del terreno sobre el nivel del mar. Las temperaturas medias anuales más altas (mayores a los 26 °C) se presentan a lo largo de las costas y disminuyen paulatinamente hacia las montañas, alcanzando los niveles más bajos en las cimas nevadas de volcanes como el Pico de Orizaba, los nevados de Colima y Toluca y la Sierra Nevada (Iztaccíhuatl-Popocatépetl). Por otra parte, la oscilación anual de temperaturas (OAT) —la diferencia de temperaturas entre los meses más frío y más caliente— muestra un comportamiento correlacionado directamente con la latitud. De esta manera, las costas de Chiapas se caracterizan por una OAT casi nula o isotermal (inferior a los 5 °C), mientras que el extremo norte de México, al norte del Trópico de Cáncer, muestra un clima más extremoso, que alcanza hasta los 25 °C de oscilación. La humedad aportada por las corrientes marinas amortigua la oscilación térmica donde el continente es estrecho, como en el Istmo de Tehuantepec (efecto de maritimidad), y disminuye su influencia en la medida en que el continente se vuelve más ancho (efecto de continentalidad). Además, la diferencia entre fachadas es aun más acusada debido a la influencia de las corrientes marinas. A la trayectoria de los grandes sistemas de vientos y subsidencias habrá que agregar que el Golfo de México es dominado por una corriente marina cálida que representa un aporte rico y constante de vapor de agua, mientras que las costas del Pacífico del noroeste de México tienen la influencia de la corriente fría de California, la cual influye en una mayor aridez especialmente sobre la Península de Baja California y en las llanuras costeras de Sonora.

La gran heterogeneidad del medio físico ha permitido el desarrollo de una elevada riqueza de especies que están integradas, a su vez, en gran variedad de ecosistemas. El patrón de distribución de la vegetación es resultado del clima sobre un relieve de constitución geológica determinada. Algunos sistemas de clasificación de la vegetación, aplicados a México, han reconocido hasta 50 tipos diferentes (Miranda y Hernández-X. 1963; INEGI 1989; González-Medrano 2003; cuadro 1.1; Fig. 1.4).

La riqueza de especies tiene una tendencia general a incrementarse hacia el sur del territorio mexicano, alcanzando su valor máximo en el centro-noreste de Oaxaca, donde convergen la Sierra Madre del Sur, el Eje Neovolcánico, la Sierra Madre Oriental, la Sierra del Norte de Oaxaca y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Villaseñor *et al.* 2005). Allí se observa la mayor heterogeneidad de hábitat y la historia geológica y paleoclimática más compleja. En cambio, los endemismos son más frecuentes tanto en las montañas del sur de México como en las áreas del medio tropical semiárido y subhúmedo (Rzedowski 1991b; Llorente y Luis 1993). El número de especies endémicas se eleva a lo largo de la vertiente del Pacífico y sobre el Altiplano. Sobre las cordilleras, las áreas de endemismo son mayores en el noroeste, y aumentan en número y disminuyen en tamaño hacia el sureste. La distribución de especies endémicas, en combinación con las unidades morfotectónicas, genera un conjunto de áreas que llamamos "provincias biogeográficas", es decir, áreas con identidad fisiográfica y ecológica, donde las distribuciones de dos o más especies endémicas se superponen. Los patrones geográficos de la riqueza de especies y del endemismo en México han sido descubiertos, descritos, clasificados e interpretados desde el siglo XIX, a partir del trabajo pionero del barón Alexander von Humboldt (Ramírez 1899).

El patrón geográfico de heterogeneidad ambiental determina parcialmente los patrones geográficos de riqueza de especies; eso explica por qué el territorio mexicano puede mantener una biota tan diversa. En cambio, el origen de esa diversidad es un problema distinto. Hay dos grandes explicaciones complementarias acerca del origen de la flora y la fauna mexicanas. La primera consiste en que hubo invasiones o expansiones de grupos de plantas y animales, en distintos lapsos geológicos, desde el norte y el sur, que convergieron en diferentes áreas del país, lo cual incrementó el número de especies (véase el capítulo 2 de este volumen). La segunda explicación añade la participación de eventos geológicos y paleoclimáticos que fragmentaron la distribución pasada de las especies y que derivó en la formación o diversificación de muchas especies nuevas, que evolucionaron *in situ*. De esta forma es posible explicar tanto la elevada riqueza de especies como el gran número de taxones endémicos.

Sin embargo, esta diversidad es geográficamente heterogénea. Por ejemplo, al sur del Altiplano central, es decir, desde la cuenca del Río Grande de Santiago y la Faja Volcánica Transmexicana hasta las Sierras de Chiapas, el número de especies se incrementa significativamente, en

Cuadro 1.1 Tipos de vegetación de México, de acuerdo con Francisco González Medrano (com. pers.)

Determinados por condiciones climáticas	Zonas tropicales (sin heladas)	Trópico húmedo	Selva alta	perennifolia
				subperennifolia
				subcaducifolia
			Selva mediana	perennifolia
				subperennifolia
				subcaducifolia
			Selva baja	perennifolia
				subperennifolia
		Trópico seco	Selva baja	caducifolia
				espinosa perennifolia
				espinosa caducifolia
	Bosque mesófilo de montaña			
	Zonas templadas (con heladas)	Sin problemas de aridez	Bosque de coníferas	Bosque de *Pinus*
				Bosque de *Abies*
				Bosque de *Juniperus*
				Bosque de *Pseudotsuga* y *Picea*
				Bosque de *Cupressus*
			Bosque de *Quercus*	
			Bosque de pino-encino	
			Vegetación de páramos de altura	
		Pastizales		
		Chaparrales		
		Con problemas de aridez	Matorral submontano	
			Matorral alto espinoso	
			Matorral alto subinerme	
			Matorral crasicaule	cardonales
				tetecheras
				nopaleras
			Matorral rosetófilo	
			Matorral micrófilo	
			Izotales	
			Mezquital	
Determinados por el suelo o sustrato	Zonas áridas	Hábitats terrestres	Agrupaciones de halófitas	
			Pastizales gipsófilos	
			Vegetación de desiertos arenosos	
		Vegetación hidrófila	Manglares	
			Tulares	
			Bosques de galería	
	Zonas templadas	Hábitats terrestres	Algunos bosques de coníferas	
		Vegetación hidrófila	Tular y carrizal	
			Vegetación flotante	
			Bosque de galería	
	Zonas tropicales	Hábitats terrestres	Palmares	
			Sabanas	
			Vegetación de dunas costeras	
		Vegetación hidrófila	Manglares	
			Popales	
			Tasistales	
			Tintales	
			Asociaciones sumergidas o flotantes	

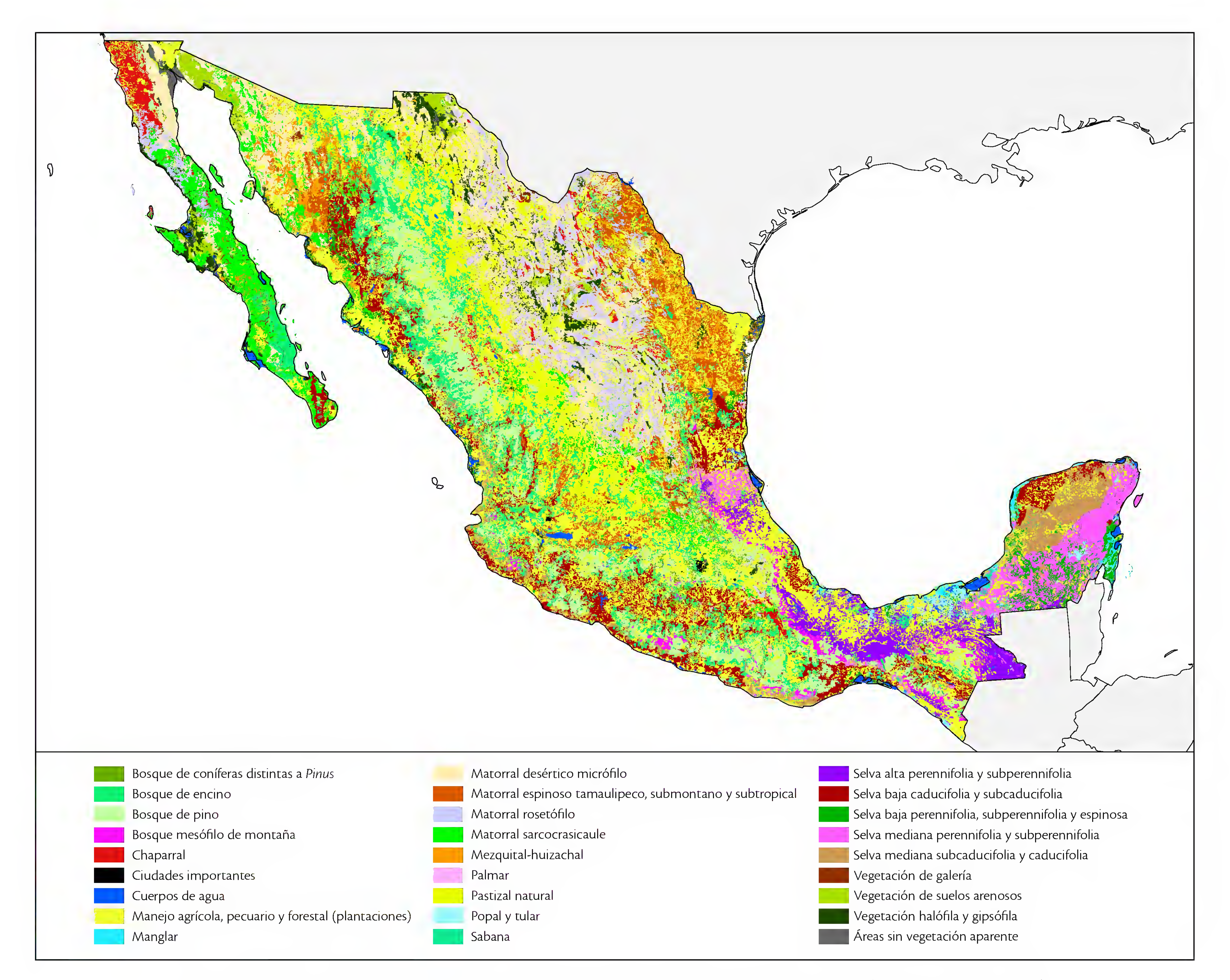


Figura 1.4 Distribución geográfica de los grandes tipos de vegetación presentes en México (INEGI e INE 1981-1991).

especial en las sierras y valles de los estados de Oaxaca, Chiapas, Veracruz, Tabasco y Guerrero.

Hasta la fecha, la riqueza biológica de México no está descrita completamente. Los grupos mejor estudiados son los vertebrados; a pesar de ello, en los últimos 20 años las clasificaciones de aves, mamíferos, anfibios y reptiles han sido modificadas sustancialmente a la luz de nuevos análisis sobre la filogenia de las especies y con la incorporación de datos y análisis moleculares, los cuales han revelado la existencia de muchas especies más de las que se tenían estimadas, así como nuevas formas de agruparlas (Frost y Etheridge 1989; Sibley y Ahlquist 1990; Duellman 1993; Macey *et al.* 1997; Glaw y Kohler 1998). La riqueza de especies de un país se ha tratado de estimar de varias formas. Se han empleado, por ejemplo, simples reglas de tres a partir del tamaño del país, relaciones potenciales entre la riqueza de especies y el área de un país o territorio, basados en el modelo de equilibrio de la riqueza de especies en islas (Crawley y Harral 2001); otros intentos se basan en la proporción entre la riqueza de familias, géneros y especies mejor conocidas, los cuales se usan de referencia para extrapolarlos al número total estimado de familias y especies de todo un país (Rzedowski 1991a); en fin, tenemos los modelos que tratan de explicar la relación entre el número de especies conocidas que se acumulan con el tiempo, o la unidad de esfuerzo de estudio de un grupo taxonómico determinado (Soberón y Llorente 1993; Colwell y Coddington 1994; Gotelli y Colwell 2001). En ese contexto, la flora y fauna mexicanas están descritas y catalogadas dentro de un intervalo que va de 70 a 90 por ciento, variando este margen ampliamente en cada grupo (véase el capítulo 11 de este volumen).

1.2 Los patrones geográficos de la biodiversidad

En un contexto geográfico, a escala regional, hay dos grandes orientaciones de estudio de la diversidad biológica de México. La primera, ecogeográfica o macroecológica, estudia los patrones de variación geográfica de los seres vivos reunidos en grupos funcionales, como el número de especies o la composición de formas de vida. La segunda, biogeográfica, estudia los patrones de distribución de los seres vivos en función de la evolución de la Tierra y la diversificación de los taxones. Ambos enfoques de estudio son complementarios.

La distribución de las especies no es azarosa, sigue patrones que responden a diferentes factores actuales o pasados. Esto es, la distribución de cada especie está determinada por su adaptación al medio, pero también por su historia evolutiva. Como en otras partes del mundo, en México también se pueden observar conjuntos de especies que, aunque no tengan parentesco evolutivo cercano, muestran los mismos límites en sus distribuciones. Así, hay conjuntos de especies que se distribuyen desde las montañas de América Central y del Sur y que, sobre la vertiente del Golfo de México, interrumpen abruptamente su distribución al borde del Río Pánuco, como algunas especies de árboles del género *Clethra* —frecuente en bosques de niebla de Tamaulipas y Nuevo León a lo largo de la Sierra Madre Oriental—; otras, en cambio, no rebasan el extremo oriental del Eje Neovolcánico (ENV) (Sierra de Chiconquiaco, Veracruz); otras, sobre la vertiente del Pacífico, no rebasan los límites entre las cuencas de los ríos San Pedro y San Lorenzo (Sinaloa); otras más no pasan la barrera del ENV (Cabo Corrientes, Nayarit). Algunos pinos se distribuyen sobre las vertientes secas de las montañas que rodean el Altiplano mexicano, como algunas variedades del pino piñonero (*Pinus cembroides*), mientras que otros pinos de hojas blandas, como *Pinus patula*, se distribuyen sobre las zonas más húmedas de la vertiente del Golfo de México, siguiendo la distribución de los bosques de neblina (bosques mesófilos de montaña). Estos conjuntos con la misma distribución son el recurso para reconocer componentes bióticos, regiones y provincias biogeográficas.

El patrón geográfico de la riqueza de especies de los grandes grupos de flora y fauna de México muestra una mayor concentración de especies hacia las áreas de mayor complejidad geológica y ecológica. Por ello, las cordilleras y sus áreas vecinas contienen la mayor densidad de especies. En especial, las cordilleras al sur del Trópico de Cáncer constituyen un gran nodo donde convergen las floras y faunas de los más diversos linajes, procedentes del ENV, la Sierra Madre del Sur, la Oriental, la del norte de Oaxaca, las Sierras Transístmicas, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, la Depresión del Balsas y las vertientes costeras del Pacífico sur y del Golfo de México. Ahí se concentra la mayor diversidad de tipos de vegetación y de especies (Rzedowski 1978, 1991a, 1991b; Villaseñor *et al.* 2005). Sin embargo, las variaciones en la riqueza de especies dentro de esta área son muy heterogéneas. Las localidades estudiadas en la vertiente del Golfo de México son, en general, más ricas en especies que las del Pacífico; sin embargo, un conjunto de localidades distribuidas sobre la vertiente del Pacífico tienen regularmente más especies que un número igual de localidades distribuidas

sobre la del Golfo de México (Villaseñor *et al.* 2005). En otras palabras, la diversidad alfa (riqueza local de especies) es mayor sobre la vertiente del Golfo de México, mientras la diversidad beta (reemplazo o sustitución de especies) es mayor sobre la del Pacífico. La explicación de ello radica en el componente de las especies endémicas, que es mayor sobre las áreas del Pacífico. Eso significa que si hacemos un recorrido a lo largo de la costa del Pacífico, la composición de especies cambiará más rápidamente de un lugar a otro. Hay gran cantidad de especies cuya distribución está restringida a áreas confinadas por barreras físicas o climáticas.

Hay especies endémicas o exclusivas de la Depresión del Balsas, o más aún, endémicas del Cañón del Zopilote (pequeña área ubicada en el centro del Balsas). Especies como el conejo de los volcanes, también llamado zacatuche o teporingo (*Romerolagus diazi*) es considerado microendémico, debido a que su distribución está restringida a los pastizales subalpinos de las montañas que rodean los valles de Toluca y México. Es el mismo caso de *Bursera chemapodicta*, especie exclusiva del Cañón del Zopilote, y de *Lacandonia schismatica,* de la selva Lacandona, en Chiapas. Por ello es importante definir el marco de referencia de nuestra evaluación del endemismo. El endemismo ha sido explicado como el resultado de la evolución conjunta de varios linajes que fueron afectados por los mismos eventos de fragmentación de sus distribuciones (Humphries y Parenti 1999). Una vez fragmentadas las poblaciones, el intercambio genético se interrumpe y, a lo largo de muchos miles de años de tal aislamiento, se generan especies nuevas. Otros autores (Toledo 1982; Wendt 1993) han explicado la alta diversidad de especies con base en las fluctuaciones climáticas como el motor generador de especies en México (Fig. 1.5); la alternancia de climas seco-húmedo y cálido-frío ha actuado como agente fragmentador de la distribución de especies. Este modelo de distribución-especiación ha sido llamado "modelo de refugios pleistocénicos" (Toledo 1982; Wendt 1993).

Rzedowski (1991b) hizo una estimación de las especies que habitan el país y distinguió cuatro categorías de distribución de las especies de plantas mexicanas (figura 1.6): *a*] las endémicas de México; *b*] las endémicas de

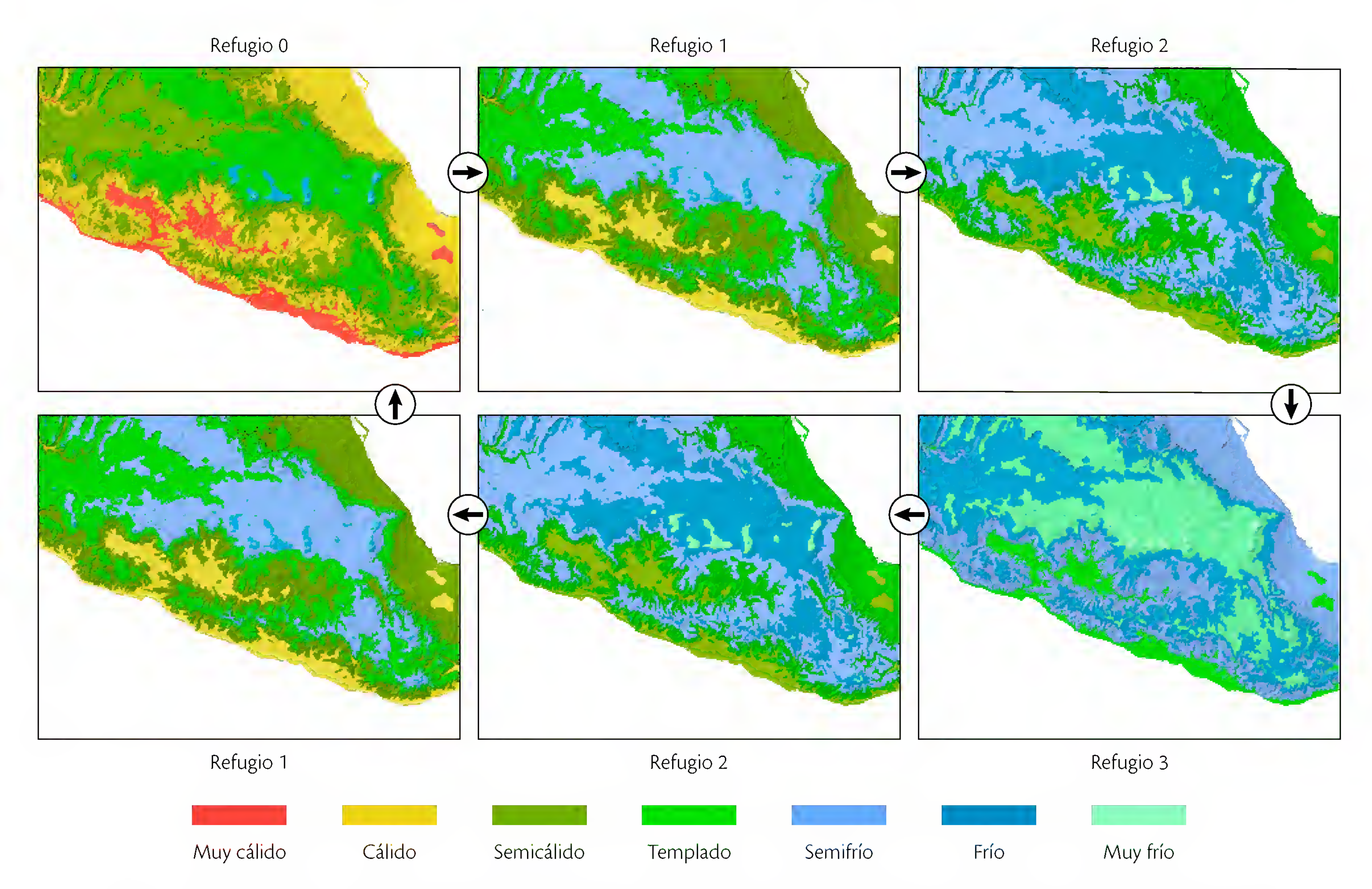


Figura 1.5 Modelo de refugios pleistocénicos. *Nota*: involucra ciclos de enfriamiento (glaciación) y calentamiento (interglaciación) de la Tierra, que repercuten en la fragmentación y reducción de las áreas de distribución de las especies tropicales en áreas 'refugios'.

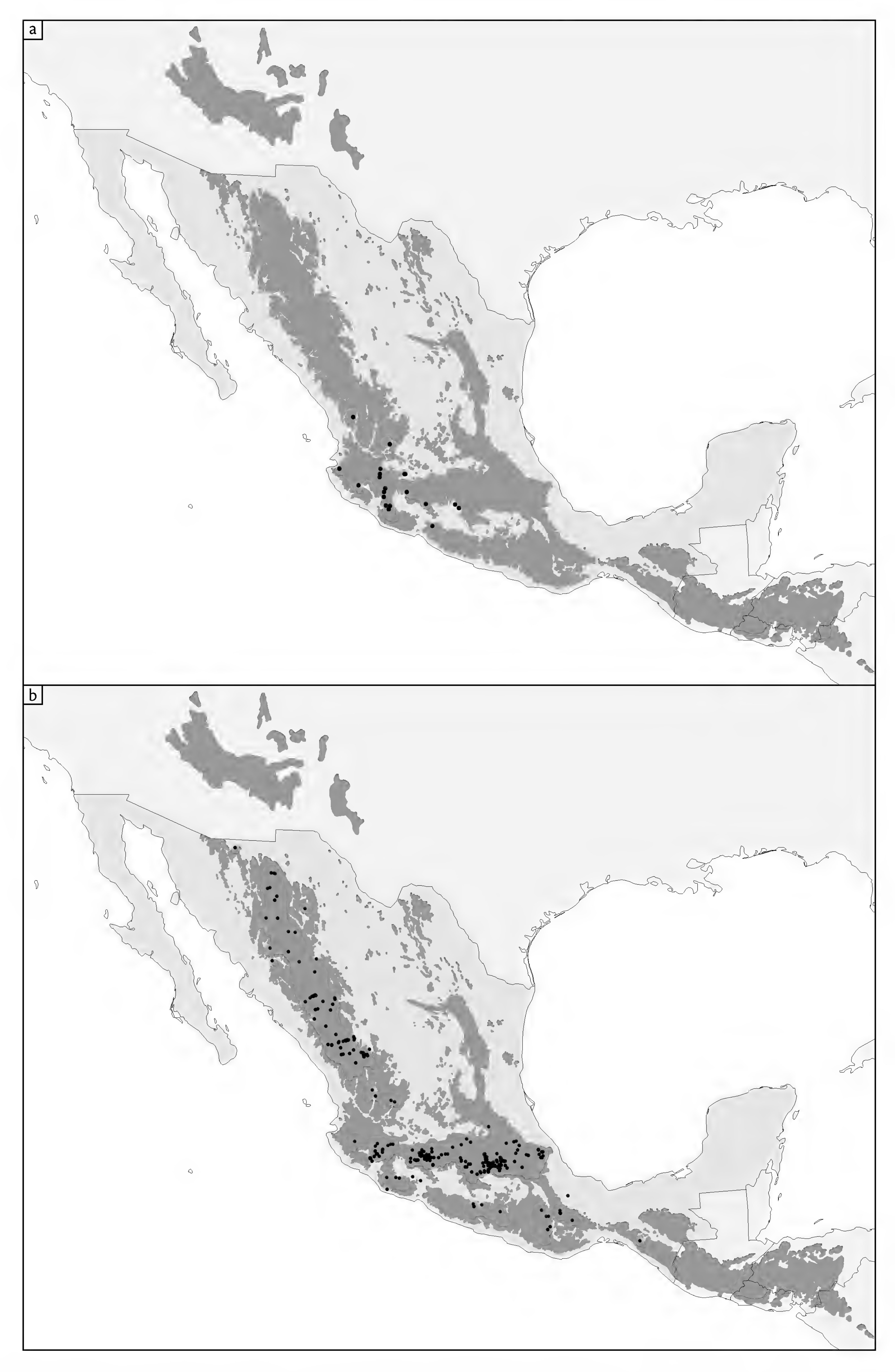


Figura 1.6 [*Esta página y la siguiente.*] Cuatro casos típicos de distribuciones de plantas mexicanas: ***(a)*** México (*Bursera roseana*: Burseraceae); ***(b)*** Megaméxico I (*Pinus leiophylla*: Pinaceae); ***(c)*** Megaméxico II (*Pinus teocote*), y ***(d)*** Megaméxico III (*Quercus rugosa*: Fagaceae).

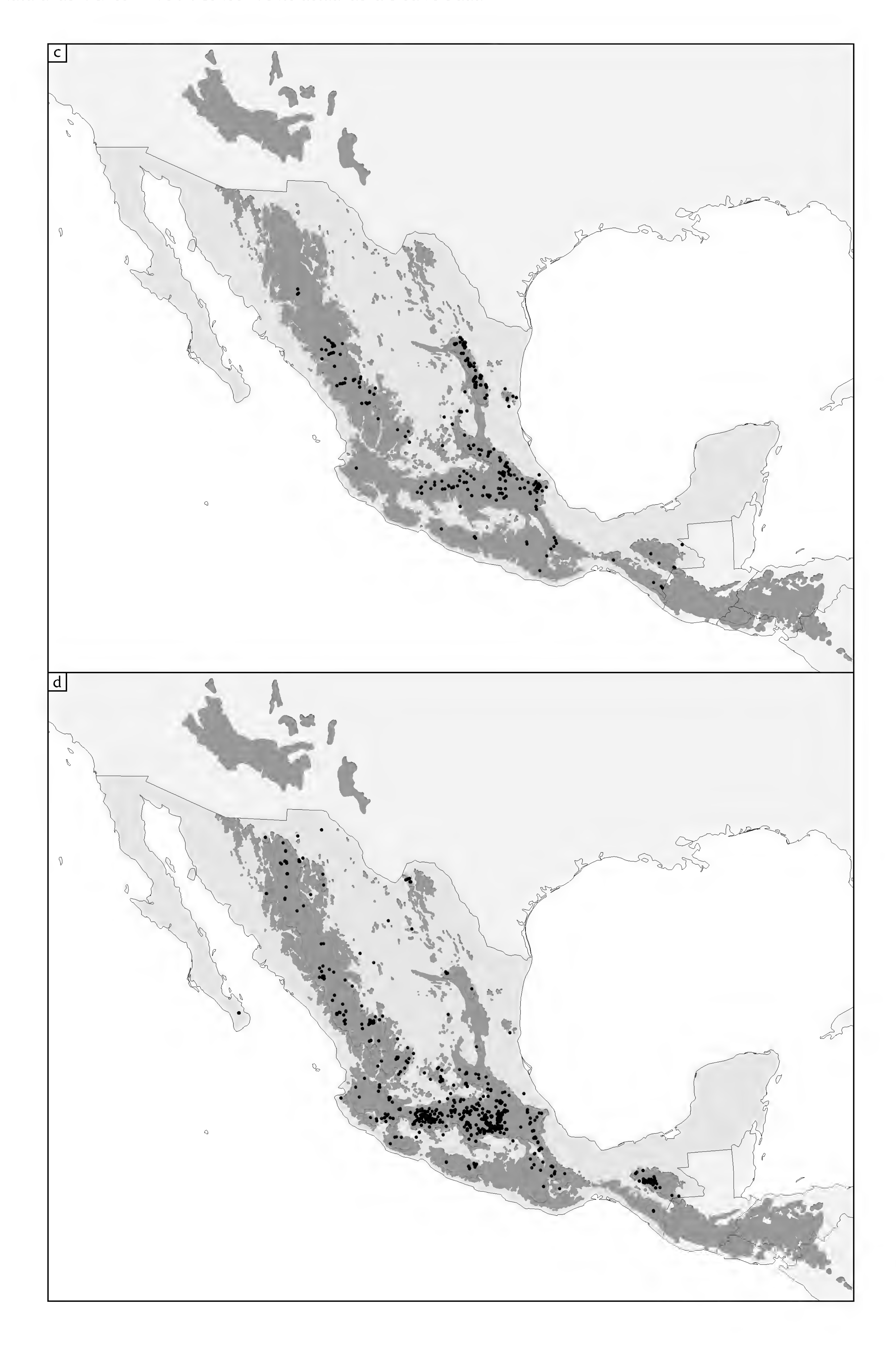


Figura 1.6 [*concluye*].

Megaméxico I (especies que se distribuyen en México y el suroeste de EUA); *c*] las endémicas de Megaméxico II (desde México hasta la depresión central de Nicaragua); *d*] Megaméxico III (desde el suroeste de EUA hasta la depresión central de Nicaragua). Con base en estas categorías, Rzedowski evaluó el componente endémico de México y encontró que la vegetación de los medios montano (bosques de coníferas y encinos), árido (matorrales xerófilos y pastizales) y subhúmedo (bosques tropicales caducifolios, subcaducifolios y espinosos) contribuyen mayoritariamente en el número de especies endémicas, y por consiguiente a la riqueza total de especies del país, a pesar de no ser localmente diversos (Fig. 1.7). Llorente y Luis (1993) propusieron el término general de "cuasiendémico" para aquellas especies cuya distribución abarca al menos un 80% del territorio mexicano, englobando así a los tres Megaméxicos en una sola categoría.

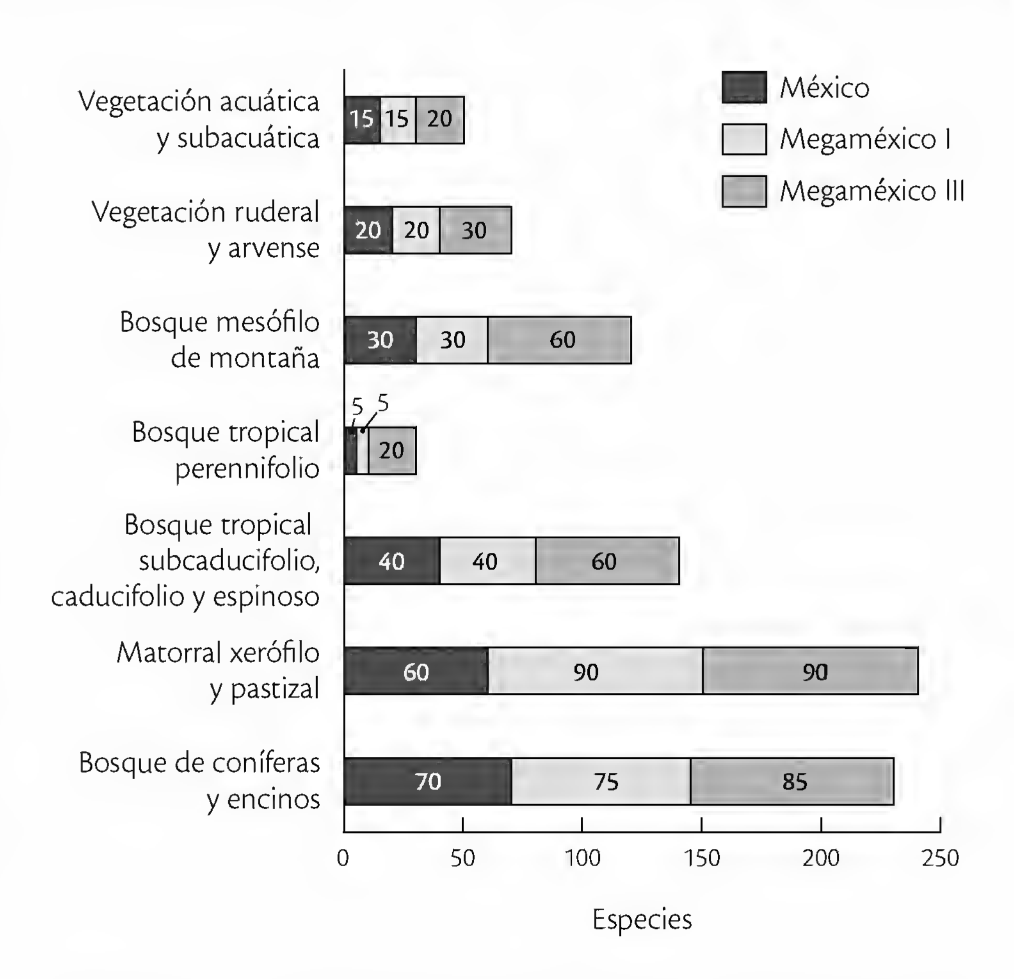


Figura 1.7 Riqueza aproximada de plantas mexicanas en los grandes tipos de vegetación del país y su proporción de especies endémicas y cuasiendémicas de México, de acuerdo con Rzedowski (1991b). La categoría de cuasiendémicas incluye los tipos Megaméxico I, II y III.

1.2.1 Las regionalizaciones del territorio mexicano

Hacia la mitad del siglo XIX, la geografía botánica y zoológica sintetizaba los patrones biogeográficos y las tendencias de estudio siguientes (Blanco y Fernández 1845):

1. Es frecuente observar dos o más taxones (especies, géneros o familias) con la misma distribución. Este hecho es el principal recurso para reconocer "regiones botánicas" (hoy día conocidas genéricamente como *áreas de endemismo*). Las especies utilizadas para sustentar las regiones botánicas son llamadas "endémicas" o "aborígenes".

2. El número de especies aumenta desde los polos hacia el Ecuador, mientras que el número global de taxones supraespecíficos (por ejemplo géneros o familias) aumenta de norte a sur en cualquier continente. Esto no es válido para cada taxón particular. Por ejemplo, el número de criptógamas y monocotiledóneas aumenta hacia los polos.

3. Hay una sucesión latitudinal de formas de vida vegetal que es análoga a la sucesión altitudinal. Este es el criterio usado para identificar zonas de vida.

4. Las áreas de distribución son, en general, más amplias en tierras templadas y frías que en las tropicales. Este hecho, combinado con la distribución endémica, resulta en un mayor número de áreas de endemismo en la zona intertropical.

En 1858, Phillip Lutley Sclater publicó un sistema de seis regiones biogeográficas basadas en la distribución de aves. El sistema de Sclater fue adoptado y reinterpretado por Wallace (1876) y muchos otros; aún en nuestros días el de Sclater es el sistema de regiones biogeográficas más popular en la literatura relacionada con el tema. En ella, México queda en el límite entre las regiones Neártica y Neotropical (Fig. 1.8).

Humboldt (1820) propuso una división del territorio mexicano en tres "regiones" botánicas. Las regiones de Humboldt estaban basadas en una división altitudinal de las formas de vida y era, de hecho, una división de zonas que clasificó y denominó como tierra caliente, tierra templada y tierra fría (Fig. 1.9a). Tal clasificación alcanzó el siglo XX en la obra biogeográfica sobre mariposas de México (Hoffmann 1940, 1941).

Martens y Galeotti (1842) adoptaron la clasificación de Humboldt, pero crearon ocho subdivisiones teniendo en cuenta la elevación, datos climatológicos, tipo de vegetación y presencia de algunos géneros endémicos de helechos. La elevación y el endemismo fueron fundamentales para subdividir la región Caliente, mientras que para dividir las regiones Templada y Fría consideraron además el tipo de suelo (Fig. 1.9b).

Fournier (1871) estudió la flora de helechos mexicanos y rechazó la división de dos vertientes. Él no encontró diferencias entre la flora pteridológica de los dos "Alpes mexicanos" (Sierra Madre Oriental y Occidental). Fournier destacó que de 605 especies reconocidas por él, *solo* 178

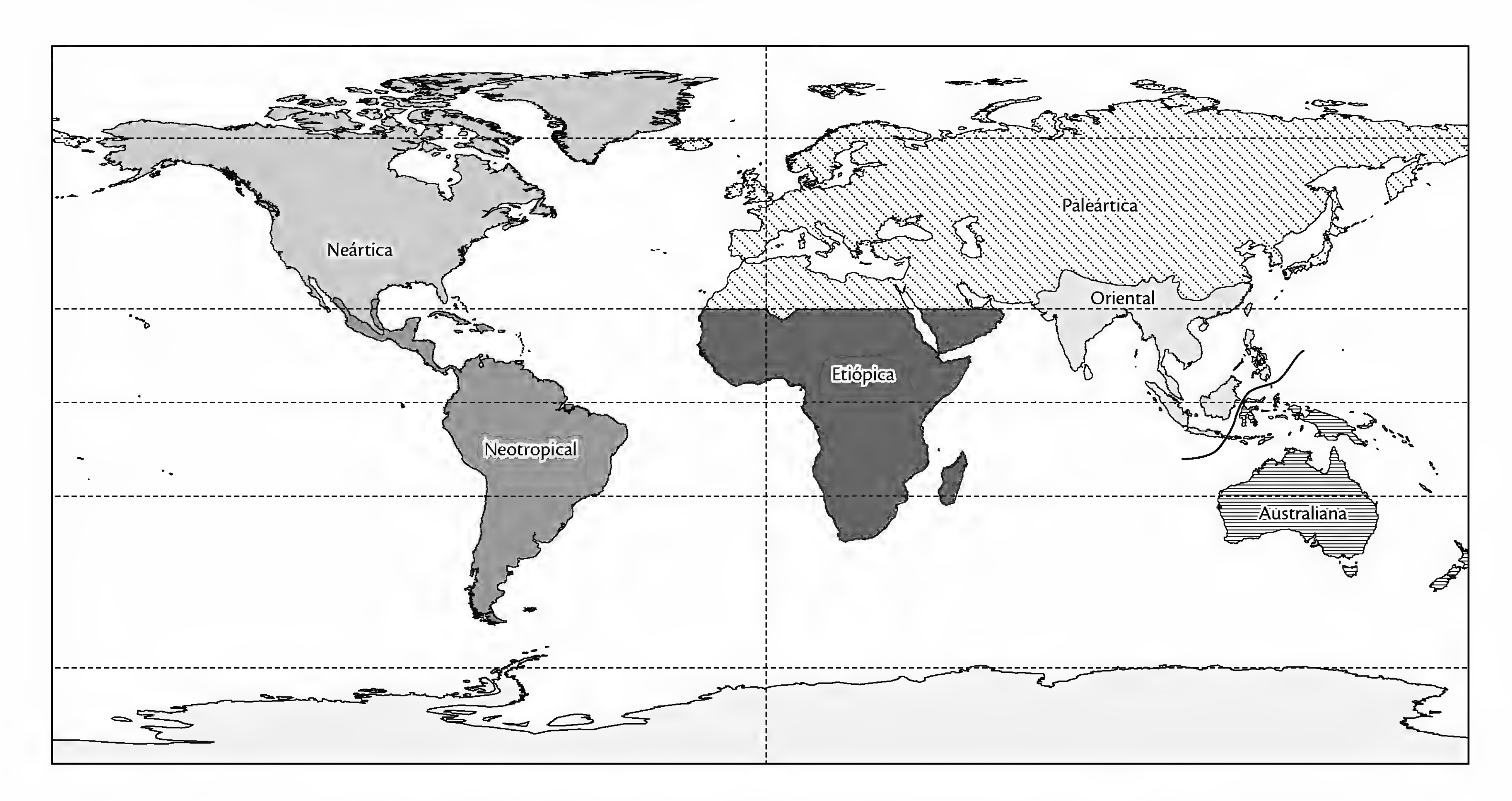


Figura 1.8 Regiones biogeográficas del mundo, de acuerdo con Wallace (1876).

eran endémicas (¡casi la tercera parte!). Las otras 427 especies estaban distribuidas en México y otras áreas. Con base en ello reconoció seis patrones de distribución geográfica en los helechos mexicanos, delimitándolos con base en datos climatológicos; consideró que la mayoría de ellos son tan complejos y se entrecruzan tanto que es difícil establecer sus límites geográficos precisos. Las regiones o zonas de Fournier corresponden más a una clasificación de la vegetación, y sus divisiones son: *1*] Litoral; *2*] del Bosque Tropical; *3*] de las Sabanas; *4*] Templada; *5*] de los Agaves, y *6*] Superior.

Grisebach (1876) propuso una división horizontal de tres regiones, basada en el relieve del territorio mexicano. La división de Grisebach consistió en el reconocimiento de una mesa elevada (hoy conocida como Altiplano mexicano) y dos vertientes, una Atlántica (que incluye principalmente la Sierra Madre Oriental) y otra Pacífica (que incluye las sierras Madre Occidental y del Sur y al Eje Neovolcánico). La clasificación de Grisebach (Fig. 1.9c) se puede entender sintéticamente como una región Caliente formada por las costas, una región Templada, que incluye las dos vertientes, y una región Fría representada por el Altiplano (Ramírez 1899).

Con base en el sistema de seis regiones mundiales del medio terrestre propuesta por Sclater (1858) y desarrollada por Wallace (1876), Hemsley (1887) dividió a México en dos grandes "zonas", una Norte y otra Sur (Fig. 1.9d), que corresponden con la Neártica y Neotropical, respectivamente. La zona Norte abarca desde el Río Bravo hasta El Paso y desde ahí oblicuamente hasta el Río Gila, que desemboca en el Golfo de California (no considera la Península de Baja California); al sur alcanza los estados de Sinaloa, Durango, Zacatecas y San Luis Potosí, extendiéndose cerca de 11° de latitud. La zona Sur se ubica entre los 16 y 23° latitud norte y 87 y 107° longitud oeste. Sin embargo, por su parte más ancha se extiende solo 8° de latitud. En esta zona Sur se incluyen todos los volcanes principales: de Colima, Cofre de Perote, Pico de Orizaba, Popocatépetl, Iztaccíhuatl, Zempoaltépetl y San Cristóbal.

A mediados del siglo XX, la clasificación biogeográfica de México fue retomada por diferentes zoólogos, entre los que destacan Smith (1941), quien propuso una clasificación de provincias bióticas de México con base en la distribución de especies de lagartijas del género *Sceloporus* (Fig. 1.10a); Dice (1943) a partir de la distribución de aves; Goldman y Moore (1945) con base en micromamíferos (Fig. 1.10b), y Stuart (1964) con base en la distribución de diferentes grupos de vertebrados (Fig. 1.10c). Las diferentes clasificaciones tienen similitudes generales, como reconocer un Altiplano mexicano, ya sea único o dividido (norte-sur); las principales cordilleras constituyen provincias biogeográficas; las penínsulas también

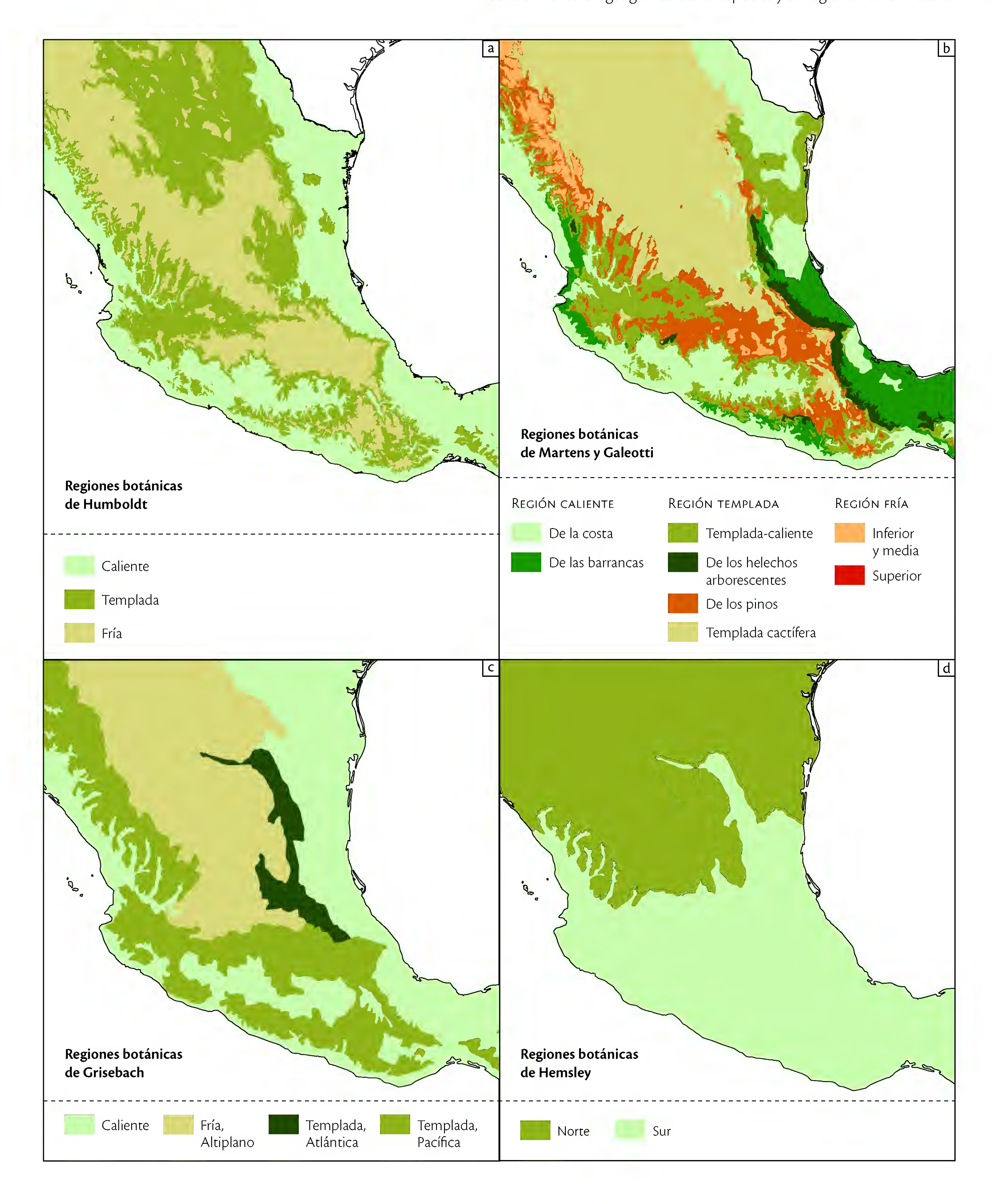


Figura 1.9 Propuestas de clasificación de regiones botánicas para México, en el siglo XIX: ***(a)*** Humboldt; ***(b)*** Martens y Galeotti; ***(c)*** Grisebach, y ***(d)*** Hemsley.

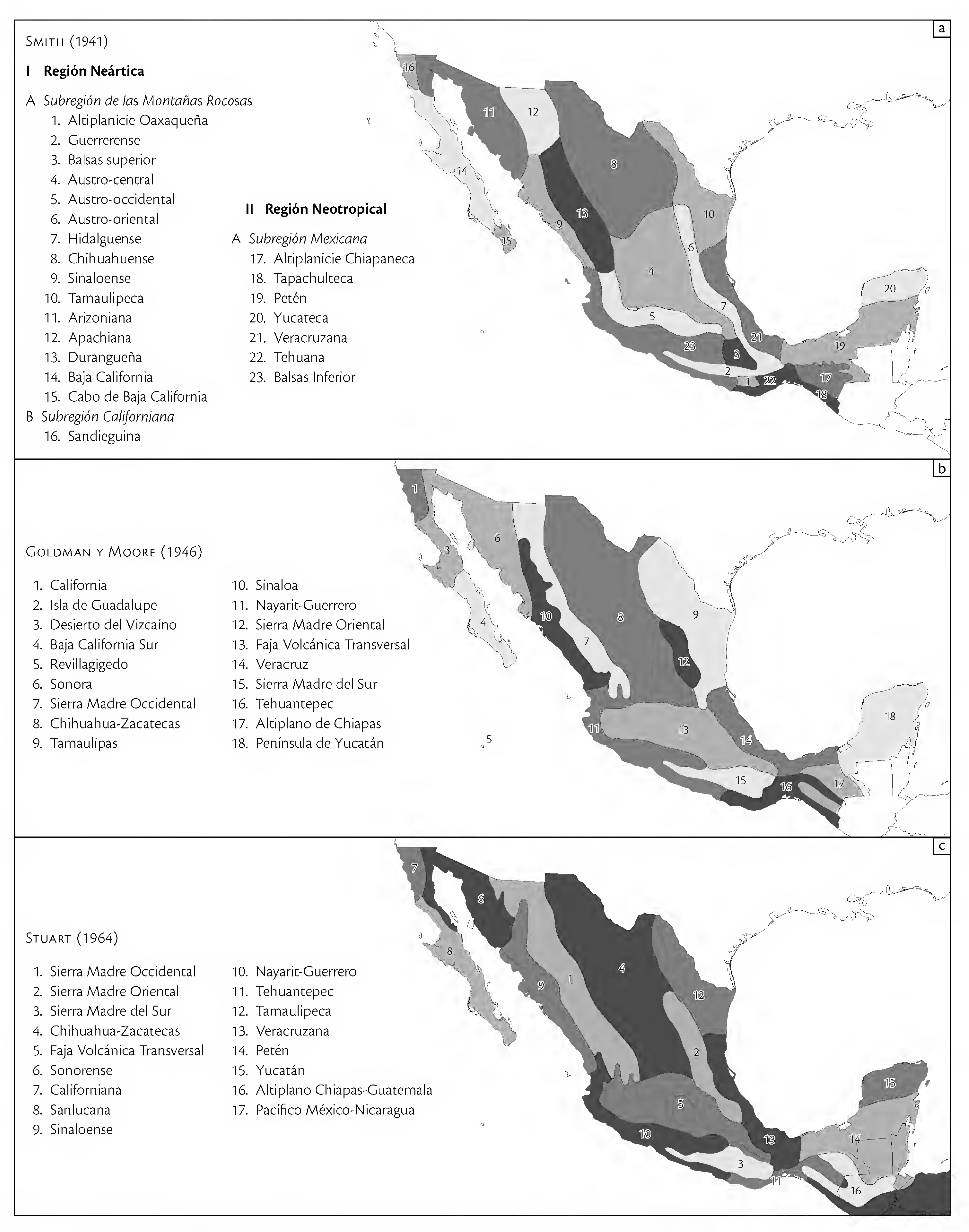


Figura 1.10 Propuestas de regionalización biogeográfica de México en el siglo xx: ***(a)*** Smith (1941); ***(b)*** Goldman y Moore (1945), y ***(c)*** Stuart (1964).

representan provincias con subdivisiones muy parecidas. Eso significa que hay correspondencia en la distribución de diferentes taxones, lo que resulta en patrones de endemismo con gran semejanza, independientemente de su capacidad para dispersarse.

1.3 Provincias biogeográficas

En 1990 se recopilaron las propuestas de regionalización con datos recientes en el *Atlas Nacional de México*, editado por el Instituto de Geografía de la UNAM. Ahí se publicaron las propuestas actualizadas de regionalización biogeográfica basadas en la distribución de plantas (Rzedowski y Reyna-Trujillo 1990), anfibios y reptiles (Casas-Andreu y Reyna-Trujillo 1990), mamíferos (Ramírez-Pulido y Castro-Campillo 1990) y el basado en flora, vegetación y rasgos morfotectónicos (Ferrusquía-Villafranca 1990) (Fig. 1.11). Otra regionalización, basada en la distribución de aves (Escalante *et al.* 1993), apareció en una publicación independiente. A partir de estas propuestas se realizó un taller con los diferentes autores y otros expertos para obtener una clasificación de consenso (Arriaga *et al.* 1997). Las relaciones entre las provincias de consenso y su clasificación jerárquica han sido tratadas por Rzedowski (1978), Morrone *et al.* (1999) y Espinosa *et al.* (2000), entre otros. Aquí se describe una aproximación al sistema de consenso propuesto por la Conabio (Arriaga *et al.* 1997), tratando de reconocer e incorporar las divergencias acerca de los límites, dimensiones y subdivisiones de las provincias según el punto de vista particular de algunos autores (cuadro 1.2). Las provincias fueron organizadas dentro del arreglo jerárquico propuesto por Rzedowski (1978). Una revisión más amplia acerca de la sinonimia entre los diferentes sistemas de clasificación biogeográfica de México puede encontrarse en Morrone *et al.* (2002) y Morrone (2005). Sin embargo, las divergencias entre la clasificación de Arriaga *et al.* (1997) y la de Morrone (2005) radican en la decisión de dividir o no el Altiplano en dos provincias, norte y sur; en la división de la Península de Yucatán, en una provincia Yucateca (noroeste de la península) y otra Petén (al sureste de la misma), y en la segregación del Cabo como una provincia independiente de la Península de Baja California y el reconocimiento o no de una provincia de Oaxaca. En el apéndice 1.1 (CD 2) se presenta una lista de especies que son endémicas de parte o la totalidad de cada una de las provincias o conjuntos de provincias y, en algunos casos, de los patrones A-F de la Zona de Transición Mexicana de Montaña que se describen más adelante. La organización jerárquica que se expone a continuación y la organización del apéndice de especies endémicas que la respalda corresponden a la descrita en el cuadro 1.2 y la figura 1.12. En este sistema se utiliza la jerarquía superior de reino a dominio con base en el sistema de Rzedowski (1978) e incluye las provincias dentro de las áreas propuestas por Morrone (2005). Las distribuciones de cada una de las especies que sustentan las provincias, grupos de provincias y patrones fueron obtenidas mediante consulta en 2007 a la base de datos del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad para grupos de vertebrados, pteridofitas (helechos y afines), gimnospermas y angiospermas. La distribución de cada taxón fue mapeada y la nomenclatura y distribución fueron validadas con base en los catálogos taxonómicos recopilados para el capítulo 11 de este mismo volumen. Entre ellos destacan el de Mickel y Smith (2004) para helechos; Farjon *et al.* (1997) y Farjon (2001) para coníferas; Guzmán (2003) y Guzmán *et al.* (2003) para cactáceas; Rzedowski *et al.* (2005) para el género *Bursera*; Valencia y Flores-Franco (2006) para encinos; Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Canseco-Márquez (2004) para anfibios y reptiles; Navarro y Gordillo (2006) para aves, y Ramírez-Pulido (1999) y Ceballos *et al.* (2002) para mamíferos.

1.3.1 Región Neártica

Esta región abarca toda la América del Norte y el archipiélago de las costas de California; los componentes mexicanos de esta región son las provincias de Isla de Guadalupe y California (noroeste de la Península de Baja California). La vegetación predominante de esta área son algunas variantes de bosques y matorrales templados. Entre los grupos característicos de la región Neártica están las coníferas, como pinos (*Pinus*), oyameles o abetos (*Abies*) y enebros (*Juniperus*), además de los encinos (*Quercus*). Las salamandras (Caudata) son el grupo de anfibios más relacionados con la región Neártica; entre los reptiles, algunos géneros de lagartijas, como *Abronia*, son típicamente neárticos.

Provincia de California. La provincia de California está constituida por dos cordilleras principales que se elevan a poco más de 3 000 m, la Sierra de San Pedro Mártir y la Sierra de Juárez, en el extremo noroeste de la Península de Baja California. Dos climas son importantes en esta área; sobre las sierras dominan los climas templados y semifríos subhúmedos (42%) y en su vertiente pacífica los

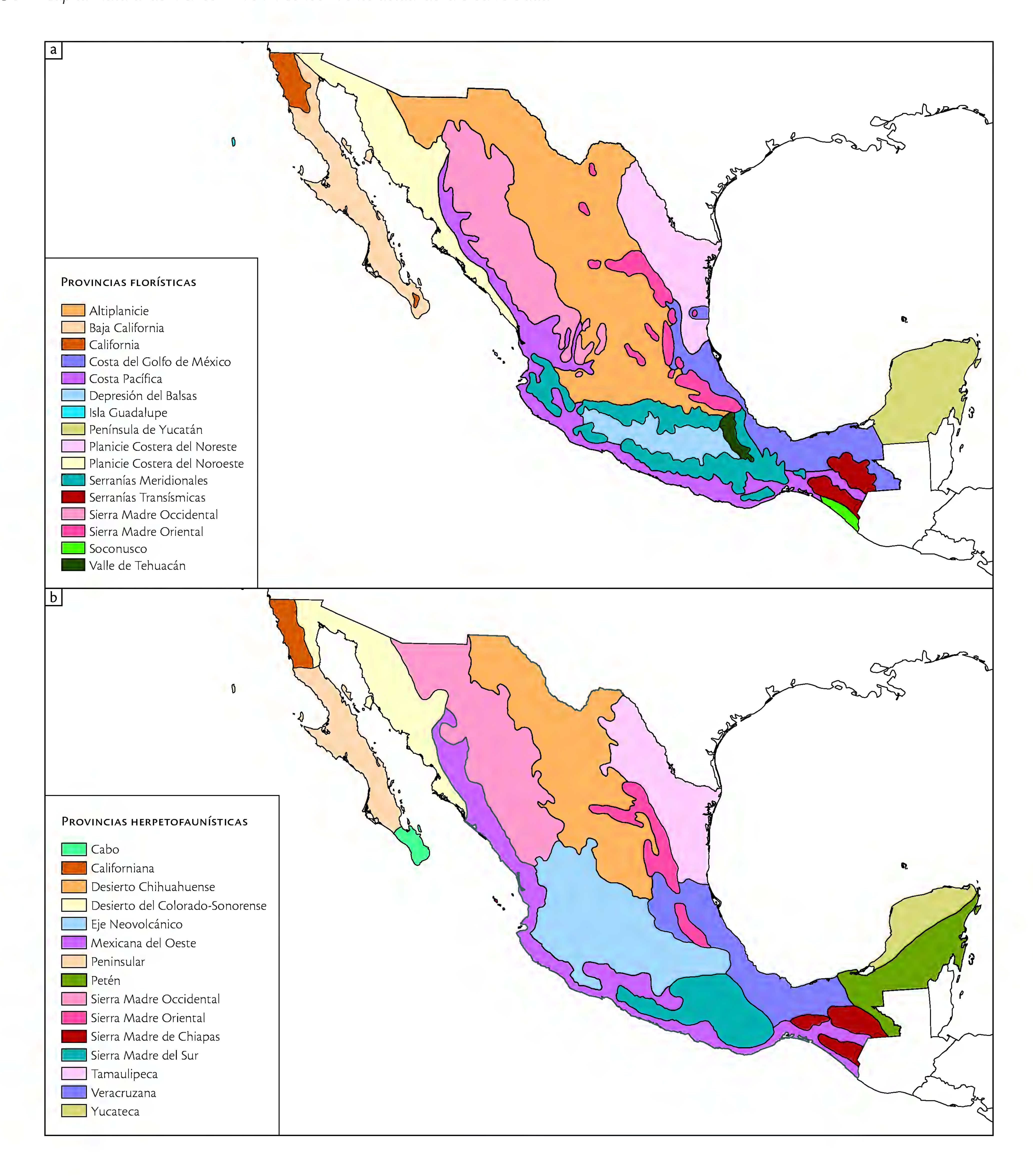
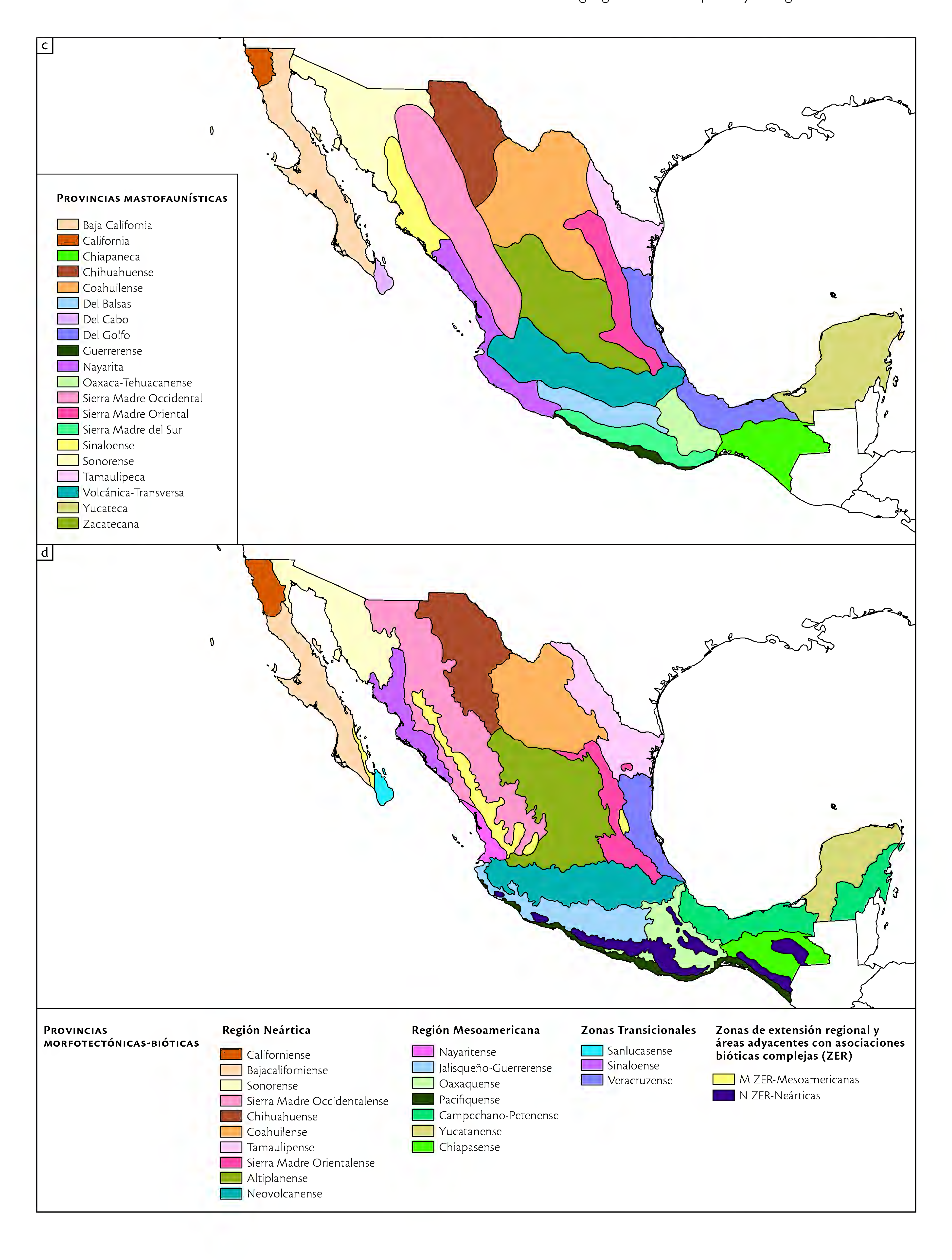


Figura 1.11 [*Esta página y la siguiente.*]
Propuestas de regionalización biogeográfica de México hacia finales del siglo XX:
(a) florísticas de Rzedowski y Reyna-Trujillo (1990); ***(b)*** herpetofaunísticas de Casas-Andreu y Reyna-Trujillo (1990);
(c) mastofaunísticas de Ramírez-Pulido y Castro-Campillo (1990), y ***(d)*** morfotectónico-bióticas de Ferrusquía-Villafranca (1990).


c
Provincias mastofaunísticas
Baja California
California
Chiapaneca
Chihuahuense
Coahuilense
Del Balsas
Del Cabo
Del Golfo
Guerrerense
Nayarita
Oaxaca-Tehuacanense
Sierra Madre Occidental
Sierra Madre Oriental
Sierra Madre del Sur
Sinaloense
Sonorense
Tamaulipeca
Volcánica-Transversa
Yucateca
Zacatecana
d
Provincias morfotectónicas-bióticas
Región Neártica
Californiense
Bajacaliforniense
Sonorense
Sierra Madre Occidentalense
Chihuahuense
Coahuilense
Tamaulipense
Sierra Madre Orientalense
Altiplanense
Neovolcanense
Región Mesoamericana
Nayaritense
Jalisqueño-Guerrerense
Oaxaquense
Pacifiquense
Campechano-Petenense
Yucatanense
Chiapasense
Zonas Transicionales
Sanlucasense
Sinaloense
Veracruzense
Zonas de extensión regional y áreas adyacentes con asociaciones bióticas complejas (ZER)
M ZER-Mesoamericanas
N ZER-Neárticas

Cuadro 1.2 Provincias biogeográficas de México, de acuerdo con diferentes autores

<table>
<tr><th>Reino</th><th>Región</th><th>Smith (1941)</th><th>Rzedowski (1978)</th><th>Arriaga et al. (1997)</th><th>Morrone (2005)</th></tr>
<tr><td rowspan="2">Holártico</td><td rowspan="2">Pacífica norteamericana</td><td></td><td>Isla Guadalupe</td><td>Isla Guadalupe</td><td></td></tr>
<tr><td>Sandieguina</td><td>California</td><td>California</td><td>California</td></tr>
<tr><td rowspan="9" colspan="2">Zona de Transición Mexicana</td><td>Apachiana</td><td rowspan="2">Sierra Madre Occidental</td><td rowspan="2">Sierra Madre Occidental</td><td rowspan="2">Sierra Madre Occidental</td></tr>
<tr><td>Durangueña</td></tr>
<tr><td>Austro-oriental</td><td rowspan="2">Sierra Madre Oriental</td><td rowspan="2">Sierra Madre Oriental</td><td rowspan="2">Sierra Madre Oriental</td></tr>
<tr><td>Hidalguense</td></tr>
<tr><td>Austro-occidental</td><td rowspan="3">Sierras Meridionales</td><td>Eje Volcánico Transmexicano</td><td>Eje Volcánico Transmexicano</td></tr>
<tr><td>Guerrerense</td><td rowspan="2">Sierra Madre del Sur</td><td rowspan="2">Sierra Madre del Sur</td></tr>
<tr><td>Altiplanicie oaxaqueña</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Altiplanicie chiapaneca</td><td rowspan="2">Sierras Transístmicas</td><td>Chiapas</td><td>Chiapas</td></tr>
<tr><td>Soconusco</td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="16">Neotropical</td><td rowspan="7">Xerofítica mexicana</td><td>Guerrerense</td><td>Valle de Tehuacán-Cuicatlán</td><td>Oaxaca</td><td></td></tr>
<tr><td>Baja California</td><td rowspan="2">Baja California</td><td>Baja California</td><td rowspan="2">Baja California</td></tr>
<tr><td>Cabo de Baja California</td><td>El Cabo</td></tr>
<tr><td>Arizoniana</td><td>Planicie Costera Noroeste</td><td>Sonora</td><td>Sonora</td></tr>
<tr><td>Tamaulipeca</td><td>Planicie Costera Noreste</td><td>Tamaulipas</td><td>Tamaulipas</td></tr>
<tr><td>Chihuahuense</td><td rowspan="2">Altiplanicie</td><td>Altiplano norte</td><td rowspan="2">Altiplano</td></tr>
<tr><td>Austro-central</td><td>Altiplano sur</td></tr>
<tr><td rowspan="9">Caribe</td><td></td><td>Revillagigedo</td><td>Revillagigedo</td><td></td></tr>
<tr><td>Sinaloense</td><td rowspan="3">Costa del Pacífico</td><td rowspan="3">Costa del Pacífico</td><td rowspan="3">Costa del Pacífico</td></tr>
<tr><td>Tehuana</td></tr>
<tr><td>Tapachulteca</td></tr>
<tr><td>Balsas inferior</td><td rowspan="2">Balsas</td><td rowspan="2">Balsas</td><td rowspan="2">Balsas</td></tr>
<tr><td>Balsas superior</td></tr>
<tr><td>Veracruzana</td><td>Costa del Golfo de México</td><td>Costa del Golfo de México</td><td>Costa del Golfo de México</td></tr>
<tr><td>Petén</td><td rowspan="2">Península de Yucatán</td><td>Petén</td><td rowspan="2">Península de Yucatán</td></tr>
<tr><td>Yucateca</td><td>Yucatán</td></tr>
</table>

áridos (43%). Sin embargo, en general, 96% de su territorio no recibe más de 500 mm de precipitación anual total concentrada en los meses de invierno (enero, febrero, marzo): un clima típicamente mediterráneo. Por esa razón, los matorrales xerófilos (86%) y los bosques de coníferas (11%) cubren la mayor parte de esta área. La mayoría de las especies de esta provincia son compartidas por todo el sistema de cordilleras que corren por la costa pacífica norteamericana, desde la Península de Baja California, siguiendo a lo largo de los estados de California, Nevada y Oregon, en EUA, principalmente hacia las sierras Costera y Nevada de California. Esta es un área con gran cantidad de encinos endémicos, como *Quercus agrifolia*, *Q. chrysolepis*, *Q. dumosa* y *Q. engelmanii*, entre otros. Entre la fauna endémica están *Peromyscus californicus* y *P. maniculatus gambelii* (ratones). Otro conjunto de especies son compartidas con la provincia de Baja California como *Phrynosoma coronatum*, *Sceloporus orcutti* y



Figura 1.12 Provincias biogeográficas de México (CONABIO 1997).

Urosaurus microscutatus (lagartijas). La Isla Guadalupe es considerada por Rzedowski (1978) como una provincia aparte, dado su gran número de taxones endémicos, entre los que se pueden citar *Cupressus guadalupensis* var. *guadalupensis*, *Pinus radiata* var. *binata* y *Quercus tomentella*.

Zona de Transición Mexicana de Montaña (ZTMM)

El límite entre las regiones Neártica (Norteamérica) y Neotropical (América del Sur, América Central y América Insular), ha sido trazado de diferentes formas (Wallace 1876; Hemsley 1887; Darlington 1957). Cada taxón muestra un comportamiento distinto dentro de la Zona de Transición Mexicana de Montaña, pero es posible reconocer patrones geográficos consistentes. Tanto Halffter (1978) como Rzedowski (1978) han señalado que en el conjunto de cordilleras continentales de México —Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Eje Neovolcánico, Sierra Madre del Sur y las Sierras de Chiapas— hay grupos con relación tanto Neártica como Neotropical que interdigitan sus distribuciones formando un entramado que se conoce como Zona de Transición Mexicana de Montaña (Halffter 1978) o bien como Región Mesoamericana de Montaña (Rzedowski 1978). Se trata de una de las biotas más ricas en especies y endemismos; concebida como "bosques Mesoamericanos", es el segundo centro de diversidad florística más importante, con 9 000 especies de plantas endémicas (Myers 1998). Gran cantidad de especies extienden su distribución por las cordilleras de América Central hasta el Lago de Nicaragua, como los helechos *Adiantum tricholepis* (hasta Honduras), *Cheilanthes angustifolia* y *C. brachypus* (hasta América Central) y los reptiles *Barisia imbricata*, *Gerrhonotus liocephalus* (lagartijas), *Thamnophis cyrtopsis* y *T. eques* (serpientes). En cambio, otras especies se distribuyen a lo largo de esta ZTMM, excepto en las Sierras de Chiapas: *Lycopodium martensii*, *Abies religiosa* (oyamel) y los encinos *Quercus laeta*, *Q. obtusata* y *Q. subspathulata*, y *Crotalus triseriatus* (víbora de cascabel), entre otras. En mariposas lo cumple *Eucheria socialis* (Pieridae). Varias especies más se distribuyen conjuntamente en patrones que cubren solo parcialmente la ZTMM (Fig. 1.13):

A. *Patrón costero-montano*: conjunto de especies que se distribuyen sobre las vertientes costeras de las sierras Madre Occidental, Oriental, del Sur y de Chiapas, así como los extremos del ENV, como *Cicindela fera* (coleóptero) y *Oryzomys melanotis* (ratón). Algunas especies se distribuyen hasta las cordilleras de América Central, como *Blechnum schiedeanum*, *Campyloneurum ensifolium*, *Elaphoglossum muelleri* y *Notholaena galeottii* (helechos), *Clethra alcoceri* (árbol) y *Bletia purpurea* (orquídea).
B. *Patrón montano de la vertiente del Golfo*: está formado por especies que se distribuyen ampliamente sobre las montañas de la vertiente del Golfo de México, en la transición entre los bosques de coníferas y encinos, bosques de neblina (bosque mesófilo de montaña) y las selvas húmedas, como *Argyrochosma formosa*, *Anemia semihirsuta*, *Polypodium puberulum* (helechos), *Pinus patula*, *Taxus globosa* (coníferas), *Quercus lancifolia*, *Q. leiophylla*, *Q. sapotiifolia* (encinos), *Eleutherodactylus decoratus* (salamandra), *Hyla miotympanum* (rana), *Cryptotis mexicana mexicana* (musaraña) y *Peromyscus furvus* (ratón). Hay varias especies que extienden su distribución hasta el Petén de Guatemala y Belice. Otras especies restringen su distribución solo a la porción sur del Golfo de México, a partir de la Sierra de Chiconquiaco, como *Polypodium collinsii*.
C. *Patrón montano subhúmedo del Pacífico*: está compuesto por especies que habitan la transición (o ecotono) entre los bosques de coníferas y encinos y las selvas bajas caducifolias de la vertiente del Pacífico, como *Anemia jaliscana*, *Cheilanthes aurantiaca*, *Polypodium rzedowskianum* (helechos), *Pinus douglasiana*, *P. herrerae* (coníferas), *Agave rhodacantha* (maguey), *Quercus magnoliifolia*, *Q. splendens* y *Q. urbanii* (encinos), *Cicindela aeneicollis* (coleóptero).
D. *Patrón montano subhúmedo circumbalsas*: algunas especies de pinos, encinos y helechos se distribuyen en las laderas del Eje Neovolcánico y la Sierra Madre del Sur, predominantemente en las vertientes orientadas hacia la cuenca del Río Balsas, como *Adiantum shepherdii*, *Asplenium muenchii* (helechos), *Juniperus flaccida* var. *poblana*, *Pinus pringlei* (coníferas), *Agave cupreata* (maguey), *Hyla bistincta* (rana), *Phrynosoma taurus*, *Sceloporus grammicus grammicus* (lagartijas), *Reithrodontomys fulvescens mustelinus* (rata), *Campylorhynchus megalopterus* y *Pipilo ocai* (aves). Algunas de ellas se extienden hacia la vertiente seca de la Sierra de Juárez, en Oaxaca. Este grupo sustenta la provincia de las Sierras Meridionales de Rzedowski (1978).
E. *Patrón montano árido y semiárido circunaltiplano*: este patrón está constituido por varios taxones que se distribuyen de forma diferencial sobre las laderas de las cordilleras que rodean el Altiplano mexicano, tal

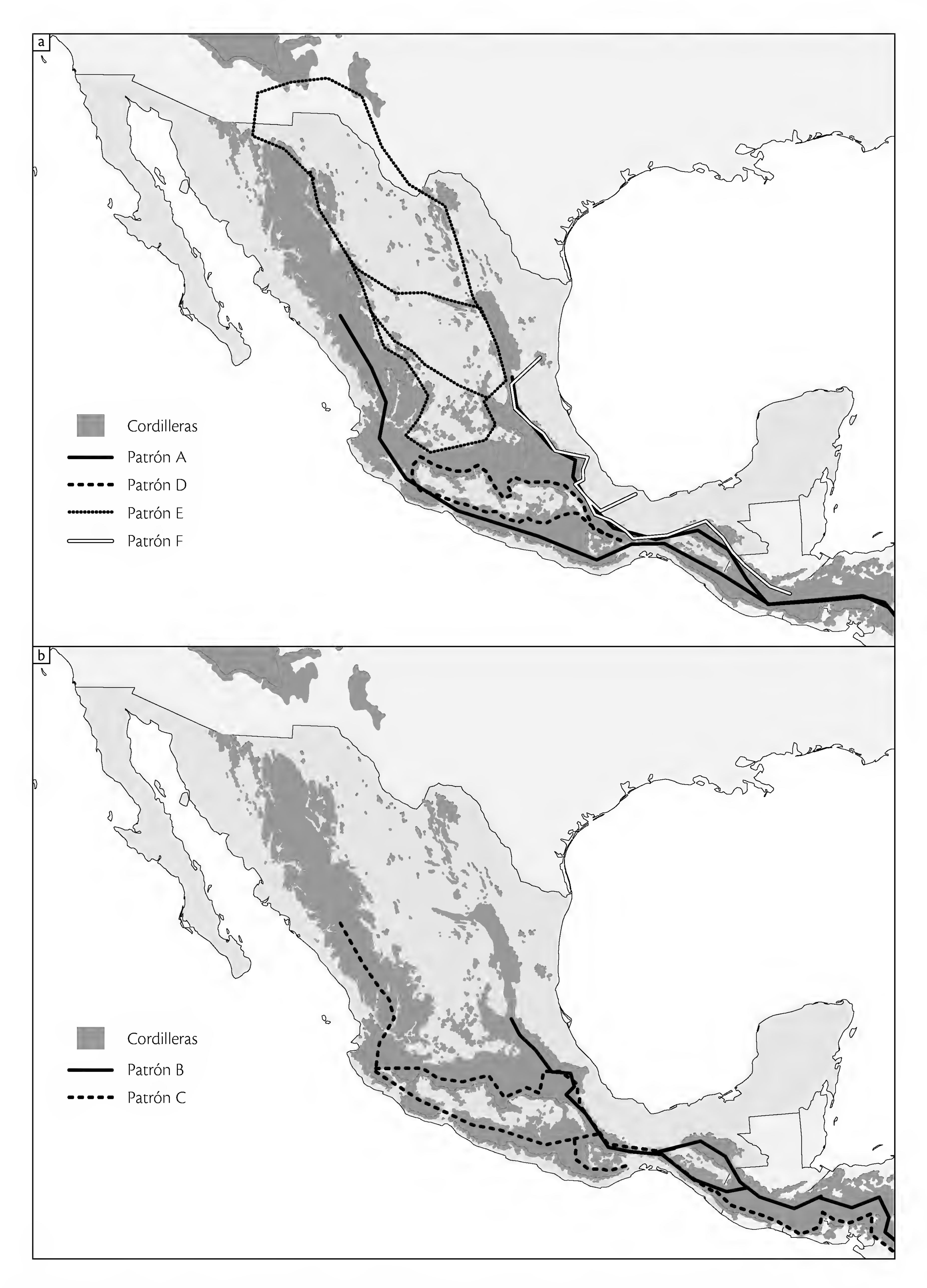


Figura 1.13 Patrones biogeográficos de la biota mexicana en relación con la Zona de Transición Mexicana de Montaña.

como lo hacen típicamente *Phrynosoma orbiculare* y *Sceloporus scalaris* (lagartijas) y *Crotalus molossus* (serpiente de cascabel), las tres con todas sus subespecies, y *Ambystoma tigrinum velascoi* (salamandra), *Sceloporus grammicus disparilis*, *Crotalus pricei*, *Peromyscus melanotis* (ratón), *P. difficilis difficilis*, *Reithrodontomys megalotis megalotis* y *Pipilo fuscus* (ave). Dentro de este patrón, muchas especies limitan su distribución en función del sustrato en que crecen, como *Cheilanthes allosuroides* (preferentemente sobre rocas ígneas) y *C. leucopoda* (confinada a rocas calizas). Varias especies tienen una distribución que comparten con la provincia de Sonora y con el margen suroeste de EUA, como *C. lindheimeri* (hasta el suroeste de Texas); otras penetran el Altiplano por la gran cantidad de pequeñas cordilleras que lo cruzan; tal es el caso de *Notholaena aschenborniana*. Otras especies solo rodean una parte del Altiplano, como *Pleopeltis polylepis* var. *erythrolepis* (helecho), *Crotalus lepidus* (víbora de cascabel), *Peromyscus gratus gentilis* y *P. maniculatus blandus* (ratones), que solo se distribuyen alrededor del Altiplano norte, mientras otras como *Reithrodontomys fulvescens griseoflavus*, solo se distribuyen sobre las montañas que rodean el Altiplano sur.

F. *Patrón mesófilo montano*: está compuesto por varias especies de cícadas, helechos arborescentes, orquídeas y salamandras que se distribuyen discontinuamente sobre la parte más húmeda de la vertiente del Golfo de México; la distribución de su flora y fauna abarca desde los bosques mesófilos de montaña del Carso Huasteco hasta los de las Sierras de Guatemala. Entre sus especies típicas están *Cyathea bicrenata* (helecho arborescente), *Clethra suaveolens* (árbol), *Eleutherodactylus berkenbuschi* (salamandra), *Sceloporus salvini* (lagartija).

Provincia de la Sierra Madre Occidental (SMO). Esta abarca toda la provincia fisiográfica del mismo nombre. Es una cordillera formada por actividad volcánica del Mioceno. Su clima templado subhúmedo determina la presencia dominante de bosques de coníferas (46%), encinos (32%) y pastizales (13%). Para muchas especies, el curso del Río Grande de Santiago es una barrera que delimita bien su distribución y varias cruzan este límite hacia el ENV solo marginalmente, como *Elaphoglossum rzedowskii* (helecho); otras extienden su distribución hasta el margen sur de las Montañas Rocosas, en EUA, como *Quercus hypoleuca* (encino) y *Juniperus deppeana* var. *robusta* (conífera). Sin embargo, hay varias especies que sustentan muy bien esta provincia entre los dos límites mencionados, como *Ambystoma rosaceum* (salamandra), *Phrynosoma douglasi* y *Sceloporus jarrovi jarrovi* (lagartijas), *Thamnophis rufipunctatus* (serpiente), *Crotalus willardi* (víbora de cascabel) y *Peromyscus madrensis* (ratón). Hay endemismos que sustentan la división de la Sierra Madre Occidental en una porción norte (o Apachiana, según Smith, 1941), como *Cheilanthes arizonica* (helecho), *Juniperus deppeana* var. *pachyphlaea* y *J. scopulorum* (hasta las Montañas Rocosas, en EUA), *Quercus tarahumara* y *Q. toumeyi*; y otra sur (o Duranguense, según Smith 1941) como *Quercus radiata* y *Q. undata*.

Provincia de la Sierra Madre Oriental (SME). Esta provincia es muy compleja y discontinua, tanto en su origen como en su medio físico. La mayor parte de las montañas de esta provincia fueron formadas por plegamiento; las rocas predominantes son sedimentarias y metamórficas del Cretácico y Jurásico, más antiguas en el Carso Huasteco que en la Sierra Plegada. Sobre la vertiente húmeda, la vegetación dominante está compuesta por bosques de coníferas (28%), encinos (26%) y mesófilos de montaña (8%); sobre la vertiente seca, los matorrales xerófilos son dominantes (16%). Debido a esta gran diferenciación climática hay pocas especies de distribución amplia sobre la SME, como *Eleutherodactylus longipes* (salamandra), *Crotalus pricei miquihuanus* (víbora de cascabel), *Cryptotis mexicana obscura* (musaraña). Esta provincia tiene subconjuntos de especies endémicas que justifican la existencia de cuatro "sectores" o distritos: Carso Huasteco (con lagartijas endémicas como *Sceloporus parvus scutulatus*, *Xenosaurus newmanorum*), Gran Sierra Plegada (*Crotalus lepidus castaneus*, *C. lepidus morulus*, *Phrynosoma orbiculare orientale*, *Thamnophis exsul*, *T. mendax*), Sierra Gorda (*Agave tenuifolia*, *Pseudosmodingium virletii*, *Phrynosoma orbiculare boucardi*, *Xenosaurus platyceps*) y Sierras Transversales (*Pinus culminicola*, *Quercus sinuata breviloba* y *Neotoma mexicana navus*), con varias especies y subespecies que se distribuyen hacia el norte.

Sierras meridionales

Provincia del Eje Neovolcánico (ENV). Es un conjunto de volcanes de diferentes edades, a partir del Mioceno medio y hasta el Plio-Pleistoceno, alineados alrededor del paralelo 19° N, que cruza el territorio mexicano de oeste (Cabo Corrientes, Nayarit) a este (Sierra de Chinconquiaco, Veracruz). Destacan entre ellos el Ceboruco en el extremo occidental (Nayarit), el Nevado de Colima (Co-

lima-Jalisco), el Tancítaro (Michoacán), el Nevado de Toluca, el Popocatépetl, el Iztaccíhuatl, el Zempoaltépetl y el Citlaltépetl, que representan las elevaciones mayores en el relieve mexicano. En su extremo noroeste el ENV se separa de la Sierra Madre Occidental por el curso del Río Grande de Santiago. El ENV es un área muy compleja en origen y medio físico; por ello, casi todos los tipos de vegetación están presentes, aunque predominan los bosques de coníferas (31%) y de encinos (28%). El resto del área está compuesto por pastizales, matorrales subalpinos, bosques mesófilos (en áreas de cañadas), vegetación ribereña y tierras urbanas y de cultivo. La presencia de vegetación de climas áridos (matorrales xerófilos) y subhúmedos (selvas bajas caducifolias) en ocasiones se debe a la presencia de derrames lávicos, en los cuales no se retiene la humedad de las lluvias, y en otros casos debido al efecto de sombra pluvial, sobre todo en las zonas de contacto con la provincias vecinas (Balsas al sur y Altiplano al norte). A pesar de que es difícil para varios autores delimitar esta provincia, es indudable que hay gran cantidad de taxones típicamente neovolcánicos, como *Cheilanthes decomposita*, *Elaphoglossum rufescens* (helechos), *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, *P. pseudostrobus* fo. *protuberans* (pinos), *Agave inaequidens* y *A. horrida* (magueyes), *Quercus acutifolia* var. *xalapensis* (encino), *Eleutherodactylus angustidigitorum* (salamandra), *Crotalus polystictus* (víbora de cascabel), *Phrynosoma orbiculare cortezi*, *Sceloporus dugesi intermedius*, *S. scalaris scalaris* (lagartijas), *Peromyscus gratus gratus*, *P. melanophrys zamorae*, *Reithrodontomys chrysopsis chrysopsis* (ratones) y *Lampornis amethystinus brevirostris* (colibrí). Sin embargo, algunas de estas especies se distribuyen de forma sesgada, unas hacia las partes más secas, otras hacia las más húmedas; unas hacia la parte más fría, y otras hacia la semicálida. Por ello, la gran mayoría de los taxones endémicos de esta provincia están distribuidos en áreas con mayor integración histórica y ecológica y de menor extensión. Algunos grupos, como las salamandras, más susceptibles al aislamiento geográfico, muestran varios casos de distribución microendémica en diferentes subáreas del ENV, como sus sectores Occidental, Central, Oriental y Sierra de Taxco. La Sierra de Los Tuxtlas está compuesta por un pequeño conjunto de volcanes ubicados al centro del estado de Veracruz. El origen de estos volcanes está asociado con la actividad del Eje Neovolcánico, pero su biota muestra relaciones más complejas. Su flora está compuesta por especies que se distribuyen desde el Carso Huasteco, pasando por el extremo oriental del Eje Neovolcánico y por las sierras de Zongolica y Juárez; otras, en cambio se extienden hacia el sur, abarcando las sierras de Los Chimalapas y la de Chiapas. La convergencia de diferentes floras y faunas eleva considerablemente la riqueza de especies de esta área; p. ej., la avifauna de Los Tuxtlas incluye cerca de 50% de la riqueza avifaunística de todo el país, y su separación del resto de los sistemas montañosos más cercanos ha generado una cantidad considerable de endemismos, que incluye 18 especies de anfibios y reptiles y seis de aves endémicas de esta área relativamente pequeña (González-Soriano *et al.* 1997).

Provincia de la Sierra Madre del Sur (SMS). Esta provincia está constituida por tres componentes: la Sierra de Coalcomán (Michoacán), las Sierras Guerrerenses y las sierras Mixteca y Mixe de Oaxaca, cada una con especies propias. Su vegetación típica la componen los bosques de coníferas (33%), de encinos (34%) y mesófilos de montaña (11%); la presencia de selva baja caducifolia (16%) se debe al contacto con las provincias del Pacífico y Balsas que la rodean completamente. Hay gran cantidad de especies distribuidas a lo largo de las tres serranías principales, como *Clethra glaberrima* (árbol) *Pseudoeurycea cochranae* (salamandra) o *Neotoma mexicana picta* (rata). Sin embargo, hay muchas más cuya distribución se restringe a solo una de ellas. Las sierras Mixe y Mixteca particularmente tienen gran cantidad de endemismos como *Pseudoeurycea smithi*, *P. unguidentis* (salamandras), *Abronia mixteca*, *A. oaxacae*, *Urosaurus bicarinatus nelsoni* (lagartijas), *Peromyscus gratus zapotecae* y *P. mexicanus putlaensis* (ratones); mientras las Sierras Guerrerenses tienen algunas especies exclusivas como *Sceloporus formosus scitulus* (lagartija).

Provincia de Oaxaca (Oax). Se trata de una de las provincias más complejas y, por lo tanto, más diversas de México; está integrada principalmente por la Sierra Madre de Oaxaca, localmente conocida como Sierra de Juárez, en Oaxaca, y la Sierra de Zongolica, en Veracruz. Tales sierras por mucho tiempo fueron consideradas como la continuación hacia el sur de la Sierra Madre Oriental —después de ser cortada por el ENV—, con la que comparte una parte importante de su flora y fauna. Sin embargo, existe gran cantidad de especies endémicas de esta sierra que le dan identidad como un área única. En su vertiente seca (Valle de Tehuacán-Cuicatlán) algunas especies endémicas están relacionadas con la provincia del Balsas y otras con las provincias áridas del Altiplano. Esto sugiere una pasada continuidad entre las tierras áridas y semiáridas del Altiplano mexicano con el Valle de

Tehuacán-Cuicatlán, que se sustenta en distribución disyunta de endemismos como *Acanthotamnus aphyllus* (celastrácea), presente entre Tehuacán y Tecamachalco y entre el sur de Coahuila y Nuevo León; o bien con la distribución vicariante entre especies hermanas como *Agave stricta* (en Tehuacán) y *Agave striata* (Altiplano). Abarca dos áreas contrastantes, la Sierra de Juárez y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Este último concentra más de 450 especies endémicas de México, con gran cantidad de especies y subespecies endémicas de este valle como *Bursera arida* y *B. biflora* (copales) y *Crotalus molossus oaxacus* (víbora). En la provincia de Oaxaca prácticamente coexisten todos los tipos de vegetación, todos los bosques —mesófilos de montaña (44%), de coníferas (15%) y encinos (11%)—, todas las selvas tropicales, tanto caducifolias (10%), como perennifolias (17%) e incluso matorrales xerófilos (3%). No obstante, la estrecha relación entre la provincia de Oaxaca y la Sierra Madre Oriental se sustenta por varias especies que se distribuyen en ambas provincias, pero que están ausentes en el ENV, como *Quercus greggii* y *Q. hypoxantha* (encinos), *Pterourus esperanza*, *Paramacera chinantlensis* (mariposas), *Hyla arborescandens* (rana), *Abronia graminea* y *Sceloporus megalepidurus pictus* (lagartijas), *Crotalus scutulatus salvini* (víbora).

Sierras Transístmicas

Las Sierras Transístmicas (Rzedowski 1978) están compuestas por las sierras del norte de Chiapas (Los Altos de Chiapas) y la Sierra Madre de Chiapas. Las provincias montañosas de Chiapas comparten taxones con la Sierra de Los Chimalapas (Oaxaca) y con las cordilleras centroamericanas que se extienden por Guatemala, El Salvador, Honduras y Nicaragua, lo que desde el punto de vista cultural se reconoce como parte de Mesoamérica. Hay gran cantidad de especies endémicas de esta área, cuasiendémicas de México, como *Abronia ochoterenai*, *A. matudai* (lagartijas), *Peromyscus mexicanus saxatilis* (ratón). Sin embargo, hay diferencias notables tanto en el medio físico como en su flora y fauna; la provincia de Chiapas tiene vegetación, flora y fauna con predominio templado, mientras que en el sur de Chiapas predominan los elementos más tropicales y húmedos.

Provincia de Los Altos de Chiapas (Chi). Está compuesta por las sierras y mesetas y serranías del norte de Chiapas que continúan al este hacia la Sierra de los Cuchumatanes, en Guatemala. Es una provincia dominada por climas templados y húmedos; más de 90% de su área recibe arriba de los 1 000 mm de precipitación anual, en promedio, por lo que su vegetación predominante son los bosques de coníferas (47%), de encinos (21%) y mesófilos de montaña (20%). Es una de las provincias más diversas del país, con gran cantidad de especies endémicas, cuasiendémicas de México, como *Cnetitis bullata*, *Elaphoglossum latum*, *Polypodium chiapense* (helechos), *Juniperus comitana* (conífera), *Hyla euphorbiaceae biseriata* (rana), *Abronia lythrochila* (lagartija), *Neotoma mexicana chamula* (rata) y *Peromyscus mexicanus teapensis* (ratón).

Provincia del Soconusco (Soc). Está conformada por la Sierra Madre de Chiapas-Guatemala; casi 90% del área de esta provincia recibe arriba de los 1 500 mm de precipitación anual. Por ello, su vegetación está compuesta por bosques de coníferas (35%), mesófilos de montaña (31%) y selvas altas perennifolias (25%). Hay varias especies endémicas y cuasiendémicas de esta área como *Asplenium solmsii*, *Ctenitis chiapensis* (helecho), *Juniperus standleyi* (conífera), *Zamia soconuscensis* (cícada), *Quercus durantifolia* (encino), *Pseudoeurycea brunnata*, *P. goebeli* (salamandras) y *Abronia smithi* (lagartija), entre muchas otras.

1.3.2 Región Neotropical

La Región Neotropical se extiende desde el límite norte de Patagonia, pasando por los Andes, las cuencas del Amazonas y el Orinoco, el Caribe y Mesoamérica. Sin embargo, muchos grupos típicamente neotropicales tienen una distribución que se extiende hasta el suroeste de EUA y sur de Florida. Entre los grupos predominantes están los mezquites (*Prosopis*, género pantropical con especies de tres secciones estrictamente americanas), cuya distribución se extiende ampliamente en todo el medio árido, subhúmedo y húmedo del Neotrópico, desde el norte de Argentina hasta Arizona; los cuajiotes y copales (*Bursera*), que se distribuyen alrededor de todo el Caribe y por la vertiente del Pacífico desde Baja California y suroeste de EUA hasta el Golfo de Guayaquil en Ecuador, y los pochotes (*Ceiba*). Diversas epífitas del género *Tillandsia* (Bromeliaceae) se distribuyen en las montañas de Mesoamérica y Sudamérica.

Neotrópico árido del norte

Esta área está constituida por las tierras áridas subtropicales y tropicales de México y suroeste de EUA: desiertos

de Baja California, Sonora-Arizona, Chihuahua y del Valle del Mezquital. Las tierras de esta región tienen regímenes de lluvias con precipitaciones medias anuales totales inferiores a los 500 mm, aunque con distribuciones diversas, lluvias de invierno hacia el noroeste y de verano hacia el sureste. La vegetación típica de esta región está compuesta por variantes del matorral xerófilo, pastizales y selvas espinosas. Las provincias de esta región son la de Baja California, El Cabo, Sonora, Altiplano mexicano (norte y sur) y Revillagigedo. El Valle de Tehuacán-Cuicatlán y parte de la cuenca del Río Estórax en Querétaro-Hidalgo también tienen una relación biótica estrecha con las tierras áridas del norte de México (Desierto Chihuahuense), debido a que comparte gran cantidad de géneros de cactáceas (*Coryphantha*, *Echinocactus* y *Mammillaria*) y otros grupos como el género *Fouquieria*, y helechos asociados al medio árido como *Notholaena standleyi* y algunas gimnospermas como *Ephedra aspera*. Sin embargo, en este sistema, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán pertenece a la provincia de Oaxaca debido a su aislamiento antiguo y estrecha relación histórica con las sierras del norte de ese estado.

Provincia de Baja California. Esta provincia comprende todas las tierras con predominio de los climas muy áridos de la Península de Baja California, excluyendo las sierras más altas del noroeste y el extremo sureste, al sur de la Sierra de la Laguna; abarca áreas biológicamente importantes, como el Desierto del Vizcaíno y la Sierra de La Laguna. Debido a que 97% de sus tierras no reciben más de 500 mm de precipitación anual total, la mayor parte de la vegetación de esta área está cubierta por variantes del matorral xerófilo (95%). Para algunos autores (*v. gr.* Morrone 2005), el patrón más común de la distribución de las especies en la península no permite diferenciar de forma contundente una provincia de Baja California separada de la del Cabo. Muchas especies se distribuyen a todo lo largo de la península, como *Crotalus enyo* (víbora de cascabel). Sin embargo, aquí mantenemos la existencia de esta provincia, con base en la distribución de algunas especies como *Cheilanthes brandegeei*, *C. peninsularis* var. *peninsularis* (helechos), *Prosopis palmeri* (mezquite), *Quercus ajoensis*, *Q. peninsularis* (encinos) y *Thamnophis hammondi* (serpiente), entre otras.

Provincia del Cabo. Abarca un área ubicada en el extremo sur de la Península de Baja California confinada por la Sierra de La Laguna, que corre desde Cabo San Lucas hasta la Bahía de la Paz. En esta provincia dominan los climas muy áridos (65%) y áridos (19%); en 85% de esta área no llueve más de 500 mm al año, por lo que su vegetación está compuesta principalmente por matorrales xerófilos (44%) y selvas bajas caducifolias (44%); los bosques de coníferas y encinos son menos importantes en extensión (6%), pero contienen gran cantidad de especies endémicas del área debido a su aislamiento de las otras cordilleras desde el Mioceno. Esta provincia, relativamente pequeña, contiene varias especies microendémicas, incluso de solo alguna de las vertientes de la Sierra de La Laguna. Sus especies endémicas pertenecen a los grupos más diversos, como *Pinus cembroides* var. *lagunae* (pino piñonero), *Bursera cerasifolia* (copal), *Quercus brandegeei*, *Q. devia* (encinos), *Crotalus ruber lucasensis* (víbora de cascabel), *Sceloporus hunsakeri* (lagartija), *Campylorhynchus brunneicapillus affinis* (pájaro matraquero), *Hylocharis xantusii* (colibrí), *Pipilo maculatus magnirostris* (ave); algunas de ellas están sujetas a protección especial. Hay cerca de 680 especies endémicas de la Península de Baja California, muchas de ellas compartidas entre las provincias de Baja California y el Cabo, e incluso la de California, pero una cantidad considerable es endémica solo de la del Cabo.

Altiplano mexicano

El Altiplano generalmente ha sido reconocido como un área única sustentada en un gran conjunto de especies propias del medio árido. Es un área extensa ubicada entre las provincias norteñas de la Zona de Transición Mexicana de Montaña, una amplia llanura elevada contenida entre las sierras Madre Oriental y Occidental y del ENV. Se puede dividir en dos a la altura del parteaguas de las cuencas de los ríos Nazas y Aguanaval. Varias especies se distribuyen a lo largo de todo el Altiplano, como *Pinus pinceana*, *Ephedra pedunculata* (coníferas), *Quercus pungens* (encino), *Crotalus scutulatus scutulatus* (víbora de cascabel), *Phrynosoma modestum* (lagartija), mientras otras extienden su distribución hasta Baja California, como *Ephedra aspera*, o hasta el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, como *E. compacta*.

Revillagigedo. Es un archipiélago de origen volcánico, en el Pacífico mexicano. La mayoría de sus especies, sin embargo, las comparte con la región del Cabo, además de las especies endémicas, cuya evolución se ha favorecido por el aislamiento geográfico, como *Cheilanthes peninsularis* var. *insularis*.

Provincia de Sonora. Esta provincia está constituida por una extensa llanura costera de Sonora y Sinaloa desde el Río Piaxtla hacia el norte. Está dominada por selvas bajas espinosas y por diversos matorrales xerófilos que se extienden por toda la llanura costera de Sonora hasta los desiertos del suroeste de Arizona (delta del Río Colorado y cuencas del Gila y del Yuma). Los tipos de vegetación dominante son matorrales xerófilos (62%), selvas bajas caducifolias (18%) y espinosas (10%). Esta provincia contiene cerca de 20 géneros endémicos (junto con los desiertos de Yuma y Gila, en Arizona) y más de 650 especies endémicas, entre las que se encuentran *Bursera fragilis* (cuajiote), *Coryphantha gracilis*, *C. pseudoechinus*, *C. sulcata* (cactáceas), *Prosopis velutina* (mezquite), *Rana yavapaiensis* (rana), *Crotalus cerastes*, *C. tigris* (víboras de cascabel), *Phrynosoma mcallii*, *P. solare* y *Urosaurus ornatus lateralis*, entre otras. Sin embargo, la especie más característica de esta provincia, tanto en la fisonomía de su vegetación, como en su identidad biogeográfica es el sahuaro, *Carnegiea gigantea* (la cactácea columnar más típica del área).

Provincia del Altiplano Norte (Desierto Chihuahuense). Desde el límite sur del Río Nazas hasta el Big Bend, en el sur de EUA. Dominan los climas áridos y muy áridos; 95% de la superficie total recibe menos de 500 mm de precipitación anual total, lo cual ha favorecido el desarrollo de matorrales xerófilos (63%) y pastizales (28%), como vegetación predominante de esta provincia. Entre los taxones típicos del altiplano Chihuahuense están *Cheilanthes pringlei* var. *mondoviensis*, *Notholaena greggii* (helechos), *Pinus remota* (pino), *Parthenium argenteum* (el guayule), *Coryphantha recurvata* y el peyote, *Lophophora williamsii* (cactáceas), *Urosaurus ornatus caeruleus*, *U. ornatus schmidti* (lagartijas), *Peromyscus eremicus eremicus* (ratón). Varias especies extienden su distribución a las áreas vecinas de Texas y Arizona, como *Cheilanthes horridula*, *C. villosa*, mientras otras atraviesan el norte de la Sierra Madre Occidental hasta alcanzar la provincia de Sonora, como *Ephedra trifurca* (conífera) y *Sceloporus anahuacus clarki* (lagartija).

Provincia del Altiplano Sur (Tierras áridas de Zacatecas-Mezquital). Se extiende desde el Valle del Mezquital hasta el límite norte del Río Aguanaval; es menos seco que el Altiplano norte, pues aquí dominan los climas semiáridos; 68% de esta área capta menos de 500 mm de precipitación anual total y 32% recibe entre 500 y 1 000 mm de lluvia. Por ello, la vegetación dominante está compuesta por matorrales xerófilos (57%) y pastizales (23%). Al igual que las otras provincias del medio árido, la del Altiplano sur alberga gran cantidad de taxones endémicos como *Pellaea ribae* (helecho), *Juniperus deppeana* var. *zacatecensis* (conífera), *Coryphantha macromeris runyonii*, *C. nickelsiae* (cactáceas) y *Sceloporus torquatus melanogaster* (lagartija).

Neotrópico subhúmedo y húmedo de Mesoamérica

Esta región abarca las llanuras costeras de ambas vertientes, del Golfo de México y del Pacífico. La vertiente del Golfo de México incluye las provincias caracterizadas por climas tropicales húmedos (*Af*, *Am*) y ligeramente subhúmedos (Aw_2): Tamaulipeca, Golfo de México, Yucateca y Petén, mientras que la vertiente de Pacífico incluye áreas con clima predominantemente tropical subhúmedo (Aw_1 y Aw_0) y semiárido (BS_1): Pacífico y Balsas.

Provincia del Pacífico. Esta área se extiende desde el Río Piaxtla hasta Chiapas. Se trata de una franja angosta de planicie costera, cuyo límite superior promedio se ubica en los 400 m de altitud, donde la vegetación de las montañas es predominantemente tropical. La provincia del Pacífico es varias veces interrumpida por la proyección de algunos sistemas montañosos del Eje Neovolcánico y la Sierra Madre del Sur hacia la costa. En promedio, esta provincia es casi dos veces más ancha del Cabo Corrientes hacia el norte (más o menos 60 km) que la porción ubicada al sur. En esta provincia predominan los climas cálidos subhúmedos (74%), con lluvias de verano que alcanzan entre 500 y 1 500 mm al año; la vegetación típica son selvas caducifolias (60%) y su ecotono con bosques de encinos y pinos, donde dominan los climas semicálidos subhúmedos con lluvias de verano. Esta provincia está sustentada por la distribución de diferentes especies de copales como *Bursera excelsa*. Algunas especies restringen su distribución al norte de Cabo Corrientes (Eje Neovolcánico), como *Asplenium arcanum* (helecho), *Quercus praineana* (encino), *Thamnophis valida valida* (serpiente) y *Urosaurus bicarinatus tuberculatus* (lagartija); otras especies son más características del sur de la costa del Pacífico y penetran a la cuenca del Balsas como *Cheilanthes lozanoi* var. *lozanoi* (helecho), *Thamnophis valida isabellae* (serpiente) y *Urosaurus bicarinatus anonymorphus*. Muchas otras especies son endémicas de algunas cuencas costeras del Pacífico, como las de los ríos Armería-Coahuayana, Papagayo o Tehuantepec. Un caso especial

lo representa la Depresión Central de Chiapas. A pesar de drenar sus aguas hacia el Golfo de México, vía el Río Grijalva, la Depresión Central de Chiapas tiene una biota estrechamente relacionada con las provincias del Pacífico y Balsas. Se trata de un área que, aunque es relativamente poco conocida, se tiene la certeza de estar relacionada con el Pacífico y el Balsas, con las cuales comparte especies como *Bursera bipinnata* y *B. schlechtendalii*. Además, el área está relacionada con toda la Mesoamérica subhúmeda hasta Colombia, en las cuencas del Atrato y el Magdalena, con las que comparte especies como *Bursera graveolens* y *B. tomentosa*; otras especies están compartidas entre la depresión de Chiapas y las selvas bajas de las cuencas del Motagua y el Salinas, en el centro de Guatemala, como *Bursera steyermarkii* y probablemente *B. permollis*. En la medida que este sistema de provincias se modifique, se tendrá que considerar a la Depresión Central de Chiapas como una provincia única que forme parte del Neotrópico subhúmedo de Mesoamérica. Hay varias especies reconocidas como endémicas de esta región; sin embargo, estas son conocidas solo de su localidad tipo, o bien sus registros están sesgados a solo una parte de esta área, tal es el caso de *Bursera longicuspis*, *Beaucarnea goldmanii* y *Agave kewensis* (Agavaceae), *Tillandsia chiapensis* y *T. juerg-rutschmannii* (Bromeliaceae), *Disocactus macdougallii* y *Selenicereus chrysocardium* (cactáceas).

Provincia del Balsas. Es un área extensa confinada por el Eje Neovolcánico y la Sierra Madre del Sur, elevaciones que producen un doble efecto de sombra lluviosa. Por ello, los climas predominantes son semiáridos y subhúmedos en dos terceras partes de su área y, en consecuencia, la vegetación más ampliamente distribuida es la selva baja caducifolia (72%) y su ecotono con los bosques de encinos (23%); se trata de una región hidrológica amplia donde confluyen aguas que escurren desde todos los volcanes principales del ENV, desde el Nevado de Colima hasta el Pico de Orizaba, pasando por el Nevado de Toluca y la Sierra Nevada (Izta-Popo). Hay gran cantidad de endemismos que dan identidad a esta área como una provincia, como *Notholaena lemmonii* var. *australis* (helecho), *Bursera discolor*, *B. longipes*, *B. submoniliformis* (copales), *Coryphantha bummama* (cactácea). Sin embargo, también hay un número importante de especies que comparten la porción oriental del Balsas y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y Tehuantepec, mientras que la porción occidental tiene otras más que la relacionan con la provincia del Pacífico o de Depresión de Chiapas, particularmente con las cuencas de los ríos Armería y Coahuayana. Esto repercute en una división natural de esta provincia en al menos dos sectores: occidental y oriental, divididos por la Sierra de Taxco. El género *Bursera* muestra gran cantidad de endemismos en estos dos sectores. Hay especies endémicas del Balsas oriental: *Bursera bolivarii*, *B. mirandae*, *B. vejar-vazquezii*, *B. xochipalensis*, y otras del Balsas occidental: *Bursera coyucensis*, *B. crenata*, *B. fragrantissima*, *B. infernidialis*, *B. paradoxa*, *B. sarukhanii*, *B. trifoliolata*, *B. trimera* y *B. velutina*. Además, presenta gran cantidad de taxones microendémicos, sobre todo del Cañón del Zopilote, como *Bursera bonetii* y *B. chemapodicta*.

Provincia Tamaulipeca. Esta provincia está ubicada en el extremo norte de la costa del Golfo de México; su límite sur lo constituye el parteaguas de las cuencas de los ríos San Fernando y Soto la Marina. La vegetación dominante la constituyen los matorrales xerófilos y las selvas espinosas (91%). Es una provincia que se extiende hacia la planicie costera de Texas, en EUA. Entre las especies endémicas, típicas de sus selvas espinosas, están *Coryphantha clavata clavata*, *C. clavata stipitata* (cactáceas), *Prosopis reptans* var. *cinerascens*, *P. tamaulipana* (mezquites), *Sceloporus serrifer cyanogenis* y *S. variabilis marmoratus* (lagartijas), entre otras.

Provincia del Golfo de México. Esta provincia se extiende desde la cuenca del Río San Fernando hacia el sur, hasta el Río Candelaria, donde empieza la Península de Yucatán. Debido a su elevado nivel de humedad —90% de esta área recibe más de 1 000 mm de lluvia anual y cerca de la mitad más de 2 000—, las selvas altas y medianas perennifolias (57%) dominan el paisaje de esta provincia, aunque en un estado muy perturbado, así como la vegetación hidrófila asociada con las lagunas costeras (8%). La mayor parte de las especies de esta provincia tienen distribución amplia en las selvas perennifolias del Golfo de México y el Caribe (*v. gr. Bursera simaruba* y *Pleopeltis fallax*). Sin embargo hay algunos taxones típicos de esta provincia, como *Sceloporus serrifer plioporus*, *S. variabilis variabilis* (lagartijas). Otras especies restringen su distribución al sur de la costa del Golfo de México, unas a partir de la Sierra de Chiconquiaco, como *Eleutherodactylus alfredi* (salamandra), *Hyla ebraccata*, *H. underwoodi underwoodi* (ranas) y otras a partir de Los Tuxtlas. Hay gran relación biogeográfica entre el sur de la costa del Golfo de México y el Petén.

Yucatán

Algunos autores (Rzedowski 1978; Rzedowski y Reyna-Trujillo 1990; Morrone 2005) prefieren considerarla como una sola provincia biogeográfica debido a que comparte una gran cantidad de especies; muchas de ellas relacionan más estrechamente a Yucatán con la flora y fauna de Cuba y el resto de las Antillas mayores, que con las del continente. De hecho, toda la plataforma de Yucatán tiene identidad geológica y forma parte de la placa tectónica del Caribe. La división en dos provincias (Yucateca y Petén) recae en la estructura de la vegetación, más seca hacia el noroeste, donde dominan las selvas bajas caducifolias y medianas subcaducifolias, y más húmeda hacia el suroeste, donde predominan las selvas perennifolias (bajas, medianas y altas). Hay varios taxones de distribución yucateca, como *Crotalus durissus tzabcan* (víbora de cascabel), *Sceloporus chrysostictus*, *S. lundelli* (lagartijas), *Peromyscus leucopus castaneus*, *P. yucatanicus* (ratones), *Sylvilagus floridanus yucatanicus* (conejo).

Provincia Yucateca. Por su ubicación, en relación con la circulación de vientos y su orografía llana, es una provincia relativamente seca; a pesar de que el aire que corre sobre ella contiene grandes cantidades de humedad, no produce nubes ni precipitación en la misma proporción, sino hasta elevarse en tierras de relieve más complejo, en Chiapas. Su extremo noroeste muestra una pequeña franja costera con clima semiárido, aunque la mayor parte del área tiene un clima tropical subhúmedo (95%). Por eso, la vegetación predominante en su mayoría está compuesta por selvas bajas caducifolias (85%). Entre las especies endémicas de la provincia Yucateca se encuentran *Encyclia nematocaulon* (orquídea), *Sceloporus cozumelae* (lagartija), *Peromyscus yucatanicus yucatanicus* (ratón).

Provincia del Petén. Se ubica hacia el sureste de la Península de Yucatán, donde hay mayor cantidad de lluvias, lo que permite que la vegetación dominante esté constituida por selvas altas perennifolias (72%) y en menor grado por selvas espinosas (13%). Esta provincia se extiende hasta el Petén de Guatemala y Belice, limitado por la Sierra de los Cuchumatanes hasta la Bahía de Amatique. En su extremo occidental, el Río Candelaria marca el límite de la distribución de muchos grupos de esta provincia, aunque en algunos sistemas incluye gran parte de la porción sur de la costa del Golfo de México, a partir de los pantanos de Centla, o el Usumacinta, en Tabasco. *Peromyscus yucatanicus badius* es un ratón típico del Petén.

El sistema de clasificación biogeográfica de México aquí descrito representa solo una aproximación, entre muchas otras propuestas, a la comprensión de la geografía del endemismo de la flora y fauna mexicanas. Una clasificación más detallada en términos de sectores o distritos biogeográficos y componentes bióticos exhaustivos está aún en proceso de realización. Sin embargo, esa clasificación debe estar basada no solo en la distribución de especies endémicas, sino en una interpretación histórica de los patrones de endemismo. Es decir, el endemismo como resultado de la evolución conjunta entre Tierra y biota.

Los patrones de distribución de especies endémicas representan el escenario geográfico de la evolución. A la fecha se han acumulado varias interpretaciones de cómo la evolución tectónica y paleoclimática de los últimos 70 millones de años, en territorio mexicano, han producido una biodiversidad tan elevada (Marshall y Liebherr 2000; Becerra 2005; Espinosa *et al.* 2006; Huidobro *et al.* 2006). La tarea por desarrollar en este tema es una propuesta de clasificación biogeográfica de México que sintetice las coincidencias que hay entre los patrones de relación histórica descubiertos a partir de la distribución endémica de plantas (Becerra 2005; Espinosa *et al.* 2006), artrópodos (Marshall y Liebherr 2000), crustáceos y peces dulceacuícolas (Huidobro *et al.* 2006) y otros grupos que se vayan incorporando, interpretados a la luz de los modelos geológicos robustos (Ferrari 2000; Ortega *et al.* 2000).

En años recientes, la historia evolutiva (filogenia) de algunos grupos de plantas y animales evolucionados en México ha sido reconstruida y calibrada en términos de tiempo geológico. En todos esos casos se concluye que la historia de la biota mexicana está estrechamente relacionada con la historia geológica y climática de México posterior al Mioceno, con una fuerte diversificación de linajes a partir de los últimos 30 a 5 millones de años. El periodo comprendido entre los 15 y 5 millones de años está marcado como una etapa de evolución acelerada con gran producción de especies en todo el trópico del mundo, pero especialmente en las montañas, tierras áridas y la vertiente del Pacífico de México (Becerra 2005; Devitt 2006). Particularmente al sur del trópico de Cáncer, la diversidad de especies se eleva en correspondencia con la complejidad del relieve; es precisamente ahí donde se han documentado mayores evidencias acerca de la oscilación del clima de húmedo a seco y de cálido a frío, lo cual repercutió en la producción de dos o más especies distintas a partir de una sola especie ancestral. El proceso de fragmentación-especiación, conocido como vicarianza (Humphries y Parenti 1999), ha producido, como un

patrón regular, que haya varias parejas de especies hermanas de diferentes linajes aisladas por los mismos accidentes geográficos, independientemente de sus capacidades particulares de dispersión. Así, es posible observar especies hermanas separadas por la Sierra de Taxco (que divide la cuenca del Balsas en dos sectores, oriental y occidental) o por la Sierra Mixteca (que separa al alto Balsas del alto Papalopan) (Espinosa *et al.* 2006); o bien, áreas vicariantes en las tierras áridas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (cuenca alta del Papaloapan) y el Valle del Mezquital, separadas por el Eje Neovolcánico; y especies hermanas separadas por el parteaguas de las cuencas del Nazas y el Aguanaval, dejando una especie al norte, en el desierto Chihuahuense, y otra al sur, en las tierras áridas del Valle del Mezquital. En suma, el propósito de una sistemática biogeográfica es representar la historia evolutiva de la biota mexicana en un escenario geográfico sucinto y comprensible.

Agradecimientos

Los autores agradecen los comentarios y revisiones críticas realizadas por Gonzalo Halffter, Juan José Morrone, Antony Challenger y Francisco González Medrano. El doctor González Medrano aportó varias especies que caracterizan cada una de las provincias descritas aquí. La maestra Balbina Vázquez proporcionó toda la información referente a la distribución de cactáceas.

Referencias

Arriaga, L., C. Aguilar, D. Espinosa y R. Jiménez (coords.) 1997. *Regionalización ecológica y biogeográfica de México.* Taller de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Becerra, J. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *PNAS* **102**:10919-10923.

Blanco y Fernández, A. 1845. *Botánica*, vol. 2. Boix, Madrid.

Casas-Andreu, G., y T. Reyna-Trujillo. 1990. Provincias herpetofaunísticas. Mapa IV.8.6, en *Atlas Nacional de México*, vol. III, Instituto de Geografía, UNAM, México.

Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R.A. Medellín. 2002. The mammals of Mexico. *Occ. Papers Mus. Texas Tech Univ.* **218**:1-27.

Colwell, R.K., y J.A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. Royal Soc. London B* **345**:101-118.

CONABIO. 1997. Provincias biogeográficas de México. Escala 1:4 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Crawley, M.J., y J.E. Harral. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science* **291**:864-868.

Darlington, P.J. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals.* John Wiley, Nueva York.

Devitt, T.J. 2006. Phylogeography of the Western Lyresnake (*Trimorphodon biscutatus*): Testing aridland biogeographical hypotheses across the Nearctic-Neotropical transition. *Molecular Ecology* **15**:4387-4407.

Dice, L.R. 1943. *The biotic provinces of North America, VIII.* University of Michigan Press, Ann Arbor.

Duellman, W.E. 1993. Amphibian species of the world: Additions and corrections. *University of Kansas Museum of Natural History Special Publication* **21**:1-372.

Escalante, P., A.G. Navarro y A.T. Peterson. 1993. A geographic, ecological, and historical analysis of land birds diversity in Mexico, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye y A. Lot (eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution.* Oxford University Press, Nueva York, p. 281-307.

Espinosa, D., J.J. Morrone, C. Aguilar y J. Llorente. 2000. Regionalización biogeográfica de México: Provincias bióticas, en J. Llorente, E. González y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, UNAM, México, pp. 61-94.

Espinosa, D., J. Llorente y J.J. Morrone. 2006. Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *J. Biogeogr.* **33**:1945-1958.

Farjon, A. 2001. World checklist and bibliography of conifers. The Royal Kew Gardens, Kew.

Farjon, A., J.A. Pérez de la Rosa y B.T. Styles. 1997. Guía de campo de los pinos de México y América Central. The Royal Gardens, Kew-Oxford Forestal Institute, Oxford University, 151 pp.

Ferrari, L. 2000. Avances en el conocimiento de la Faja Volcánica Transmexicana durante la última década. *Bol. Soc. Geol. Mex.* **53**:84-92.

Ferrusquía-Villafranca, I. 1990. Provincias biogeográficas con base en rasgos morfotectónicos. Mapa IV.8.10, en *Atlas Nacional de México*, vol. III, Instituto de Geografía, UNAM, México.

Flores-Villela, O. 1993. *Herpetofauna mexicana. Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos recientes, y nuevas especies.* Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh.

Flores-Villela, O., y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* **20**:115-144.

Fournier, E. 1871. Las regiones botánicas de México, en

J. Ramírez (comp.), *La vegetación de México.* Secretaría de Fomento, México.

Frost, D.R., y R. Etheridge. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Misc. Pub. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* **81**: 1.

García, E.-Conabio. 1990. Rangos de humedad (extraído de Climas). IV.4.10. *Atlas Nacional de México*, vol II. Escala 1: 1 000 000. Instituto de Geografia, unam, México.

García, E.-Conabio. 1998. Isotermas medias anuales. Escala 1: 1 000 000, México.

García, E. 2004. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*, 5a. ed., Instituto de Geografía, unam, México.

Glaw, F., y J. Kohler. 1998. Amphibian species exceeds that of mammal. *Herpetological Review* **29**: 11-12.

Goldman, E.A., y R.T. Moore. 1945. The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy* **26**: 347-360.

González-Medrano, F. 2003. *Las comunidades vegetales de México. Propuesta para la unificación de la clasificación y nomenclatura de la vegetación de México.* ine, Semarnat, México.

González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas.* Conabio-Instituto de Ecología/ Instituto de Biología, unam, México.

Gotelli, N.J., y R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**: 379-391.

Grisebach, A. 1876. La vegetación del dominio mexicano, en J. Ramírez (comp.), *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento, México.

Guzmán, U. 2003. Revisión y actualización del Catálogo de Autoridad Taxonómica de las Cactáceas Méxicanas. Base de datos snib-Conabio, proyecto AS021, México.

Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas.* unam-Conabio, proyecto AP003, México.

Halffter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Méxicana: el mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana* **39-40**: 219-222.

Hemsley, W.B. 1887. Bosquejo de la geografía y rasgos prominentes de la flora de México, en J. Ramírez (comp.), *La vegetación de México.* Secretaría de Fomento, México.

Hernández-X., E. 1958-1959. Los zacates más importantes para la ganadería en México. *Agricultura Técnica en México*, **1**: 46-48.

Hernández-X., E. 1972. Exploración etnobotánica en maíz. *Fitotecnia Latinoamericana*, **8**: 46-51.

Hernández-X., E. 1993. Aspects of plant domestication in Mexico: A personal view, en T.P. Ramammoorthy, R. Bye, A. Lot, y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution.* Oxford University Press, Nueva York.

Hoffmann, C.C. 1940. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Primera parte: Papilionoidea. *Anales del Instituto de Biología, unam* **11**: 639-739.

Hoffmann, C.C. 1941. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Segunda parte: Hesperioidea. *Anales del Instituto de Biología, unam* **12**: 237-294.

Huidobro, L., J.J. Morrone, J.L. Villalobos y F. Álvarez. 2006. Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans, and plants) from the Mexican transition zone. *J. Biogeogr.* **33**: 731-741.

Humboldt, A. von. 1820. *Ensayo sobre la geografía de las plantas.* (Versión española, 1997), Siglo XXI Editores, México.

Humphries, C. y L.R. Parenti. 1999. *Cladistic biogeography*, 2a ed., Oxford University Press, Oxford.

inegi-ine. 1996. Uso de suelo y vegetación. Agrupado por Conabio (1998). Escala 1: 1 000 000, México.

Llorente, J.E., y A.M. Luis. 1993. Conservation-oriented analysis of Mexican butterflies: Papilionidae (Lepidoptera: Papilionoidea), en T. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution.* Oxford University Press, pp. 147-177.

Macey, J.R., A. Larson, N.B. Ananjeva y T.J. Papenfuss. 1997. Evolutionary shifts in three major structural features of the mitochodrial genome among iguanian lizards. *J. Mol. Evol.* **44**: 660.

Marshall, C.J., y J.K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. *J. Biogeogr.* **27**: 203-216.

Martens, M., y H. Galeotti. 1842. Notas sobre la distribución geográfica y geológica de los helechos en México, en J. Ramírez (comp.), *La vegetación de México.* Secretaría de Fomento, México.

Martínez, M. 1937. *Catálogo de nombres vulgares y científicos de las plantas mexicanas.* Fondo de Cultura Económica, México.

Mickel, J.T., y A.R. Smith. 2004. The Pteridophytes of Mexico. *Memoirs of The New York Botanical Garden*, vol. 88. The New York Botanical Garden, Nueva York.

Miranda, F., y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**: 29-179.

Mittermeier, R.A., C. Goettsch-Mittermeier y P. Robles Gil. 1997. *Megadiversidad: los países biológicamente más ricos del mundo.* Cemex-Agrupación Sierra Madre, México.

Morrone, J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**: 207-252.

Morrone, J.J., D. Espinosa, C. Aguilar y J. Llorente. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: A parsimony analysis of endemicity based on plant, insect, and bird taxa. *The Southwestern Naturalist* **44**: 507-514.

Morrone, J.J., D. Espinosa-Organista y J. Llorente-Bousquets. 2002. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) **85**: 83-108.

Mosiño, P.A. 1974. Los climas de la República mexicana, en

Z. de Czerna, P.A. Mosiño y O. Benassini, *El escenario geográfico. Introducción ecológica*. SEP-INAH, México, pp. 57-172.

Myers, N. 1998. Global biodiversity priorities and expanded conservation policies, en G.M. Mace, A. Balmford y B.R. Ginsberg (eds.), *Conservation in a changing world*. Cambridge University Press, pp. 273-285.

Navarro, S.A., y A. Gordillo. 2006. Catálogo de autoridad taxonómica de la avifauna de México. Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto CS010, México.

Ortega, F., R.L. Sedlock y R.C. Speed. 2000. Evolución tectónica de México durante el Fanerozoico, en J. Llorente, E. González y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México*, vol. II. UNAM-CONABIO, México, pp. 3-59.

Ramírez, J. 1899. *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento, México.

Ramírez-Pulido, J. 1999. Catálogo de autoridades de los mamíferos terrestres de México. UAM-Iztapalapa. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto Q023, México.

Ramírez-Pulido, J., y A. Castro-Campillo. 1990. Regionalización mastofaunística (mamíferos). Mapa IV.8.8.A, en *Atlas Nacional de México*, vol. III, Instituto de Geografía, UNAM, México.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.

Rzedowski, J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* **14**: 3-21.

Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* **15**: 47-64.

Rzedowski, J., y T. Reyna-Trujillo. 1990. Provincias florísticas. Mapa IV.8.3, en *Atlas Nacional de México*, vol. III, Instituto de Geografía, UNAM, México.

Rzedowski, J., R. Medina-Lemos y G. Calderón de Rzedowski. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana* **70**: 85-111.

Sarukhán, J., y R. Dirzo. 2001. Biodiversity-rich countries, en S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of biodiversity*, vol. 1. Academic Press, San Diego, pp. 419-436.

Sclater, P.L. 1858. On the general geographic distribution of the members of the class Aves. *Journal of the Linnean Society of Zoology* **2**: 130-145.

Sibley, G.C., y J.E. Ahlquist. 1990. *Phylogeny and classification of birds*. Yale University Press, New Haven.

Smith, H.M. 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* **2**: 103-110.

Soberón, J., y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* **7**: 480-488.

Stuart, L.C. 1964. Fauna of Middle America, en R.C. West (ed.), *Handbook of Middle American Indians*, vol. 1, pp. 316-363.

Toledo, V.M. 1982. Pleistocenic changes of vegetation in tropical Mexico, en G. Prance (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 93-111.

Valencia, A.S., y G. Flores-Franco. 2006. Catálogo de Autoridad Taxonómica del género *Quercus*, Fagaceae en México. Herbario FCME-Facultad de Ciencias, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto CS008, México.

Vidal-Zepeda, R. 2005. *Las regiones climáticas de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México.

Villaseñor, J.L., P. Maeda, J.J. Colín-López y E. Ortiz. 2005. Estimación de la riqueza de especies de Asteraceae mediante extrapolación a partir de datos de presencia-ausencia. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **76**: 5-18.

Wallace, A.R. 1876. *The geographical distribution of animals*, McMillan, Londres.

Wendt, T. 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic Slope rain forests, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico. Origins and distributions*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 595-680.

WRI. 2004. World Resources Institute. Earth trends, environmental information, en <*www.earthtrends.wri.org*> (consultado en noviembre de 2004).



2 La perspectiva biogeográfica histórica

AUTORES RESPONSABLES: Gonzalo Halffter • Jorge Llorente-Bousquets • Juan J. Morrone
REVISORES: Alfonso García Aldrete • Adolfo Navarro-Sigüenza • José Ramírez Pulido

Contenido

Recuadros

Halffter, G., J. Llorente-Bousquets y J.J. Morrone. 2008. La perspectiva biogeográfica histórica, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 67-86.

Resumen

Desde el restablecimiento de la conexión terrestre del Puente de Panamá, hace 3.5 millones de años, más que una frontera biogeográfica nítida tenemos una gran área de solapamiento, llamada Zona de Transición Mexicana, que abarca desde el sur y suroeste de Estados Unidos, México y gran parte de América Central, hasta las tierras bajas del sur de Nicaragua. La fisiografía de la Zona de Transición Mexicana es resultado de la historia geológica que ha prevalecido desde el Cenozoico Medio. La biogeografía histórica de México es especialmente compleja, ya que refleja los contactos entre las regiones Neártica y Neotropical. Este origen biótico mixto tiene un equivalente altitudinal en la Zona de Transición Mexicana —las partes altas ocupadas por linajes de afinidad septentrional, las partes bajas por linajes de afinidad neotropical, y la zona intermedia con biotas mixtas y una fuerte especiación *in situ*— lo que ha determinado diversos patrones de distribución. Los elementos de afinidad septentrional siguen los patrones de distribución paleoamericano —grupos de presencia muy antigua con una riqueza y diversidad mucho mayores en el Viejo Mundo— y Neártico —líneas de penetración reciente (Plioceno-Reciente) y marcadas afinidades con América del Norte—. Las especies de afinidad neotropical también muestran una separación en antiguas —linajes aislados por la Faja Volcánica Transmexicana con distribución restringida en el Altiplano mexicano y que conservan la afinidad sudamericana a nivel genérico— y modernas —líneas de penetración reciente (Plioceno-Reciente) con marcadas afinidades con América del Norte—. Los linajes de distribución moderna constituyen el patrón neotropical típico, integrado después de la consolidación del puente panameño con especies muy próximas a las del norte de América del Sur (a veces las mismas especies), que se distribuyen en las tierras bajas tropicales de México. Un quinto patrón, el mesoamericano de montaña, está integrado por taxones que evolucionaron en el Núcleo Centroamericano, presentando en muchos casos importantes expansiones hacia el norte, y cuyas afinidades más importantes son sudamericanas antiguas.

2.1 Introducción

Zunino y Zullini (2003) señalan que la biogeografía es el estudio de los aspectos espaciales y espacio-temporales de la biodiversidad o, en otras palabras, la ciencia que estudia la dimensión espacial de la evolución biológica. Desde un enfoque evolutivo, una propuesta biogeográfica histórica representa un conjunto de hipótesis referentes a la distribución de la biota y sus interpretaciones históricas (Morrone 2006).

La biogeografía histórica de México es especialmente compleja porque el territorio nacional forma parte de dos regiones biogeográficas: la Neártica y la Neotropical. Refleja los contactos entre estas dos grandes regiones con las consiguientes posibilidades de expansión de biotas, así como de evolución en aislamiento durante los periodos geológicos en que no ha habido contacto. La evolución tectónica de México durante el Fanerozoico puede consultarse en el trabajo de Ortega-Gutiérrez *et al.* (2000).

Desde los primeros trabajos en que se establecieron las grandes regiones biogeográficas (Sclater, 1858), claramente se indicó que los límites entre las regiones Neártica y Neotropical se hallaban en el territorio mexicano. Wallace (1876) destacó que México debería considerarse una subregión de transición entre ambas regiones. El norte, el altiplano y las montañas que lo rodean forman parte de la región Neártica, mientras que las tierras bajas tropicales y la Península de Yucatán forman parte de la región Neotropical. Durante mucho tiempo, sin embargo, no se dio la debida importancia a lo que para las relaciones biogeográficas y para la excepcional riqueza de especies y grupos taxonómicos superiores representa esta frontera dinámica o solapamiento. Contribuyó a ello la idea dominante, hasta bien entrado el siglo XX, de que las floras y faunas del mundo correspondían a diferentes olas de expansión a partir del Viejo Mundo —la llamada por Reig (1962, 1968) “corriente holarticista”, que agrupó a influyentes autores norteamericanos como G.G. Simpson, Ph. Darlington y E. Mayr, entre otros. En la primera mitad del siglo XX, siguiendo las ideas sobre la deriva de los continentes de A. Wegener, diferentes autores consideraron que los continentes del sur tenían faunas y floras que correspondían a procesos biogeográficos evolutivos propios (los linajes de origen gondwánico), independientes de los que habían ocurrido en las masas continentales del norte. De acuerdo con estas ideas, en México no solamente entran en contacto dos regiones biogeográficas diferentes, sino también confluyen dos historias evolutivas distintas, que en diferentes tiempos geológicos intercambiaron biotas y que en otros dieron lugar a linajes autóctonos en aislamiento. Estos intercambios son la principal razón de la excepcional riqueza biológica de

México (Halffter 1987). Como los intercambios entre norte y sur han sido desde bastante fluidos hasta muy difíciles, según los tiempos geológicos, los periodos en que han aparecido los distintos grupos de organismos son un factor fundamental para comprender su distribución en el territorio nacional. El escenario geográfico y ecológico fue totalmente distinto para las familias de insectos, cuya presencia se inició en el Cretácico, que para grupos de mamíferos que aparecieron como tales a mediados del Cenozoico (Oligoceno-Mioceno).

La obra de Rzedowski (1978) constituye la síntesis del conocimiento biogeográfico de México basado en plantas. Los estudios biogeográficos basados en taxones animales, principalmente insectos, se encuentran sintetizados, con la colaboración de muchos autores, en las obras editadas por Llorente-Bousquets *et al.* (1996, 2000, 2004), Llorente-Bousquets y Morrone (2001, 2002, 2005) y Morrone y Llorente-Bousquets (2003, 2006) y en el *Atlas nacional de México* (Ramírez-Pulido y Castro-Campillo 1992; Ferrusquía-Villafranca 1992).

2.2 La Zona de Transición Mexicana

En el territorio nacional no solo tenemos el contacto, tanto en el pasado geológico como ahora, de dos grandes conjuntos bióticos muy distintos en su historia evolutiva, sino también condiciones orográficas y climáticas que, en lugar de limitar la distribución de cada uno de estos conjuntos, facilitaron la expansión de los elementos septentrionales hacia el sur y de los sudamericanos hacia el norte. Desde el restablecimiento de la conexión terrestre correspondiente al Puente de Panamá (hace 3.5 millones de años, véase cap. 9), más que una frontera biogeográfica nítida tenemos una enorme área de solapamiento, en la que cada tipo de linaje sigue las condiciones geográficas y ecológicas que le son más adecuadas. El conjunto integra la Zona de Transición Mexicana, desarrollada en varios trabajos por Halffter (1974, 1976, 1987, 2003).

La Zona de Transición Mexicana comprende la imbricada área de solapamiento entre las faunas neártica y neotropical, que se extiende desde el sur y suroeste de Estados Unidos, México y gran parte de América Central hasta las tierras bajas del sur de Nicaragua. El istmo al sur del Lago de Nicaragua (Costa Rica y Panamá) posee afinidades sudamericanas muy marcadas y una penetración neártica muy inferior a la del norte de América del Sur, por lo que queda fuera de la Zona de Transición. Este esquema simplificado no refleja toda la complejidad de la Zona de Transición Mexicana, ya que las expansiones bióticas no han ocurrido simultáneamente durante los mismos tiempos geológicos. En rasgos muy generales podemos distinguir, tanto para los elementos procedentes del norte como para aquellos que se expanden desde el sur, una expansión antigua que termina en el Plio-Pleistoceno y una moderna del Pleistoceno al Reciente que aún continúa (Kohlmann y Halffter 1990). La expansión antigua ha dado lugar a importantes procesos de evolución *in situ*, en los que, sin embargo, es posible establecer las afinidades filogenéticas con la biota del norte o con la del sur.

La extensa Zona de Transición posee una fisiografía particular (Fig. 2.1), resultado de la historia geológica compleja, que ha prevalecido desde el Cenozoico Medio. Su historia biológica múltiple le da una riqueza excepcional en flora y fauna, resultado, por una parte, de la gran variedad de ambientes y refugios ecológicos disponibles y, por otra, de la contribución de biotas de distintas procedencias espaciales y temporales, que han encontrado en la zona vías de expansión adecuadas, que van desde aquellas correspondientes a condiciones de montaña templada-fría hasta corredores tropicales húmedos por las planicies costeras. Ha sido muy importante el hecho de que estas vías se encuentren en un arreglo norte-sur, disposición que ha facilitado los desplazamientos faunísticos y florísticos ante las grandes modificaciones de clima, con un efecto de corredor y no de barrera (Lobo y Halffter 2000). También son importantes en la Zona de Transición las enormes posibilidades de diferenciación alopátrida o vicariante que derivan de una orografía sumamente compleja en un área tropical.

El origen biótico mixto de los escenarios macrogeográficos de la Zona de Transición Mexicana tiene su equivalente altitudinal en las montañas de la misma zona. Las partes altas están ocupadas por linajes de afinidades septentrionales, las partes bajas por linajes de afinidad neotropical, y en la zona intermedia existen biotas mixtas y una fuerte especiación *in situ* (Halffter 1976, 1987; Llorente-Bousquets 1984; Zunino y Halffter 1988; Halffter *et al.* 1995, Lobo y Halffter 2000).

Como hemos señalado, la Zona de Transición Mexicana no solo está influida por las condiciones orográficas y climáticas actuales, sino que refleja una historia tectónica y biótica muy antigua. Las elevaciones actuales en el área son el resultado de la intensa actividad volcánica del Mioceno al Pleistoceno. Esta actividad llevó a la elevación y conformación de la Faja Volcánica Transmexicana, con acciones que persisten hasta el Reciente, así como

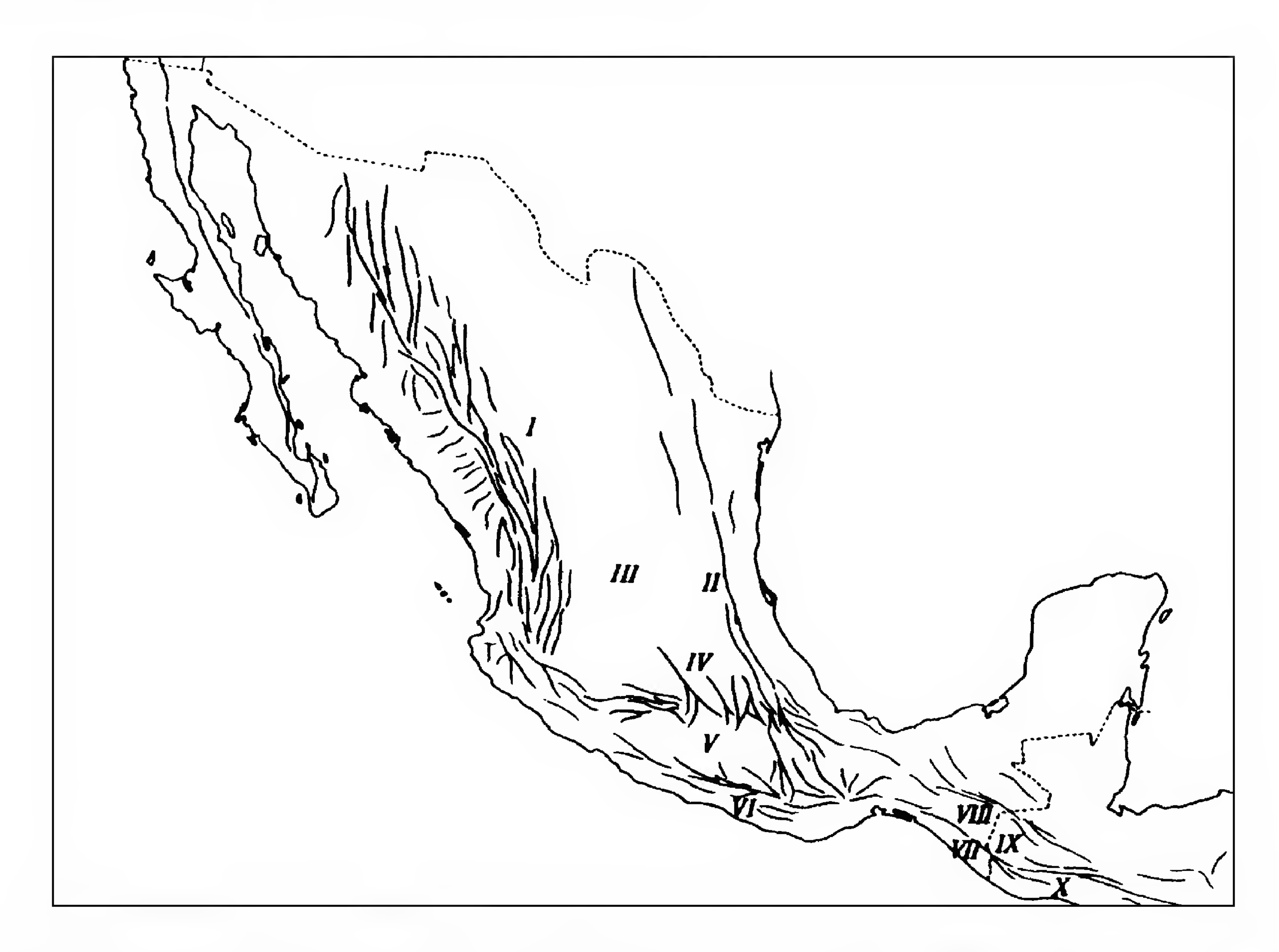


Figura 2.1 Figura original publicada por Halffter (1987) de los sistemas orográficos de la Zona de Transición Mexicana: I. Sierra Madre Occidental; II. Sierra Madre Oriental; III. Altiplano Mexicano; IV. Faja Volcánica Transmexicana; V. Cuenca del Balsas; VI. Sierra Madre del Sur; VII. Sierra Madre de Chiapas; VIII. Macizo Central de Chiapas; IX y X. Núcleo Centroamericano.

al aislamiento del Altiplano mexicano. Estos dos fenómenos, de gran importancia biogeográfica, marcan la división entre las distribuciones antiguas y las modernas. Estas últimas se ajustan a un patrón geográfico similar al actual. Desde el Eoceno, la Zona de Transición Mexicana resultó progresivamente más árida: semidesiertos con vegetación xerofítica dominaron durante los interglaciares del Pleistoceno (Axelrod 1979). Durante los periodos glaciales, la vegetación templada tuvo su extensión máxima; remanentes de este tipo de vegetación (por ejemplo, bosques de pino y encino) se encuentran aislados en un "mar" de bosque tropical (Sarukhán 1968; Toledo 1982). La discontinuidad orográfica y climática en el territorio, en conjunto con las glaciaciones pleistocénicas, nos explica los archipiélagos biogeográficos que se presentan en el escenario mexicano, lo cual ha dado como resultado diversas posibilidades de especiación.

Es difícil entender la composición biológica de la Zona de Transición sin tomar en cuenta que la comunicación con América del Norte ha existido en forma constante desde el Mesozoico, aunque con barreras temporales especialmente en la latitud del Istmo de Tehuantepec. Por el contrario, la comunicación con América del Sur —y por lo tanto la posibilidad de inmigración de los elementos sudamericanos que en la actualidad forman parte importantísima de la biota de la zona— a lo largo del tiempo ha estado sujeta a condiciones sumamente variables (para información sobre la historia geológica de México véase Ferrusquía-Villafranca 1993, y Ortega-Gutiérrez *et al.* 2000).

Los invertebrados terrestres son grupos muy antiguos, por lo que muestran una de las características fundamentales de la Zona de Transición Mexicana: la coexistencia de patrones de distribución antiguos y modernos. Por otra parte, la distribución de algunos artrópodos mexicanos, especialmente de varios grupos de insectos, se ha estudiado a fondo en los últimos años (Llorente-Bousquets *et al.* 1996, 2000, 2004; Llorente-Bousquets y Morrone 2002; Morrone y Llorente-Bousquets 2006), lo que permite confrontar las propuestas sobre la Zona de Transición Mexicana con la distribución de distintos grupos de organismos. Al respecto, Halffter (1972, 1974, 1976, 1978, 1987, 2003) planteó la existencia de cinco patrones de distribución principales en la Zona de Transición Mexicana, y definió el patrón de distribución como

una síntesis de los rasgos esenciales de distribución de un conjunto de organismos que, originados o integrados como tal conjunto en un área y tiempo determinados, coexisten y están sometidos a las mismas presiones macroecológicas por un lapso prolongado, viviendo bajo las mismas condiciones geográficas, lo que les da una historia biogeográfica común. El concepto de patrón es una generalización que pretende ser unidad de referencia y comparación que sirva para analizar y confrontar las peculiaridades de la distribución de cada taxón. Morrone (2005) definió los componentes bióticos como los conjuntos de taxones integrados espacial y temporalmente debido a una historia común que caracterizan áreas geográficas. Es una definición que coincide con las ideas de Halffter antes señaladas.

Los elementos de afinidad septentrional siguen dos patrones de distribución: el paleoamericano y el neártico. Ambos se distinguen con precisión por la época en que ocurrió la distribución de la biota en el espacio que hoy es la Zona de Transición. El patrón paleoamericano (Fig. 2.2) es seguido por grupos cuya presencia es muy antigua, y que tienen una riqueza y diversidad mucho mayores (tanto taxonómica como ecológica) en el Viejo Mundo, su principal área de evolución. En América ha ocurrido un proceso de especiación a partir de un número muy reducido (muchas veces uno solo) de linajes ancestrales claramente derivados de troncos filéticos del Viejo Mundo. En las líneas filéticas que siguen el patrón paleoamericano existe un marcado fenómeno de heterogeneidad ecológica: dentro de una misma línea o género existen especies adaptadas a condiciones tropicales, semiáridas o de bosque (subpatrón paleoamericano tropical) y otras exclusivas de las montañas (subpatrón paleoamericano de montaña) (véanse Halffter 1976, 1987; Zunino y Halffter 1988; Morón 1992; Halffter *et al*. 1995; Halffter 2003; Morrone 2005, 2006).

Hay un marcado contraste ecológico entre los taxones paleoamericanos y los que siguen el patrón neártico (Fig. 2.3). Estos últimos corresponden a géneros ecológicamente relacionados con climas fríos o templado-fríos,

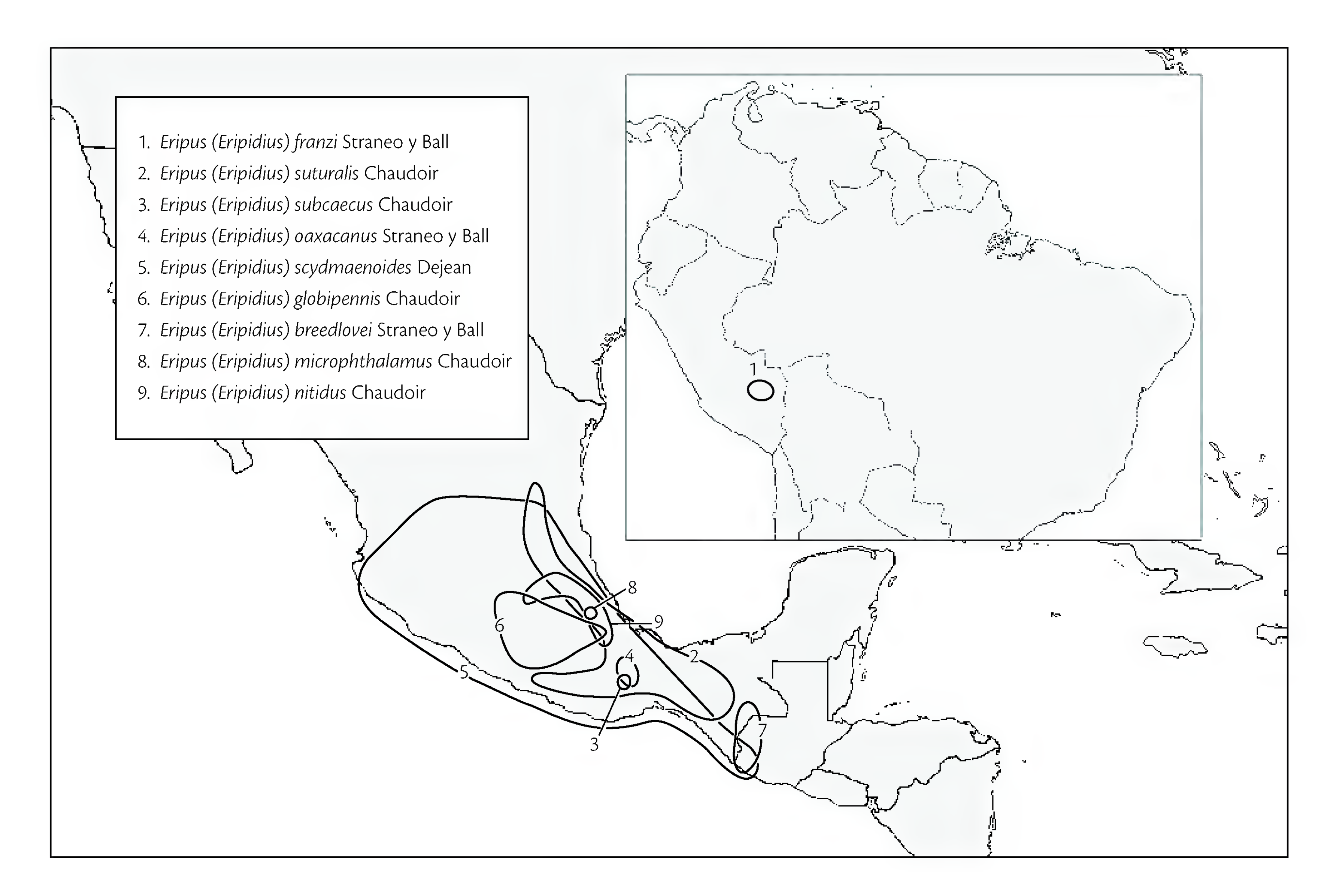


Figura 2.2 Distribución del género *Eripus* (Coleoptera: Carabidae), asignado al patrón paleoamericano (tomado de Liebherr, 1994a).

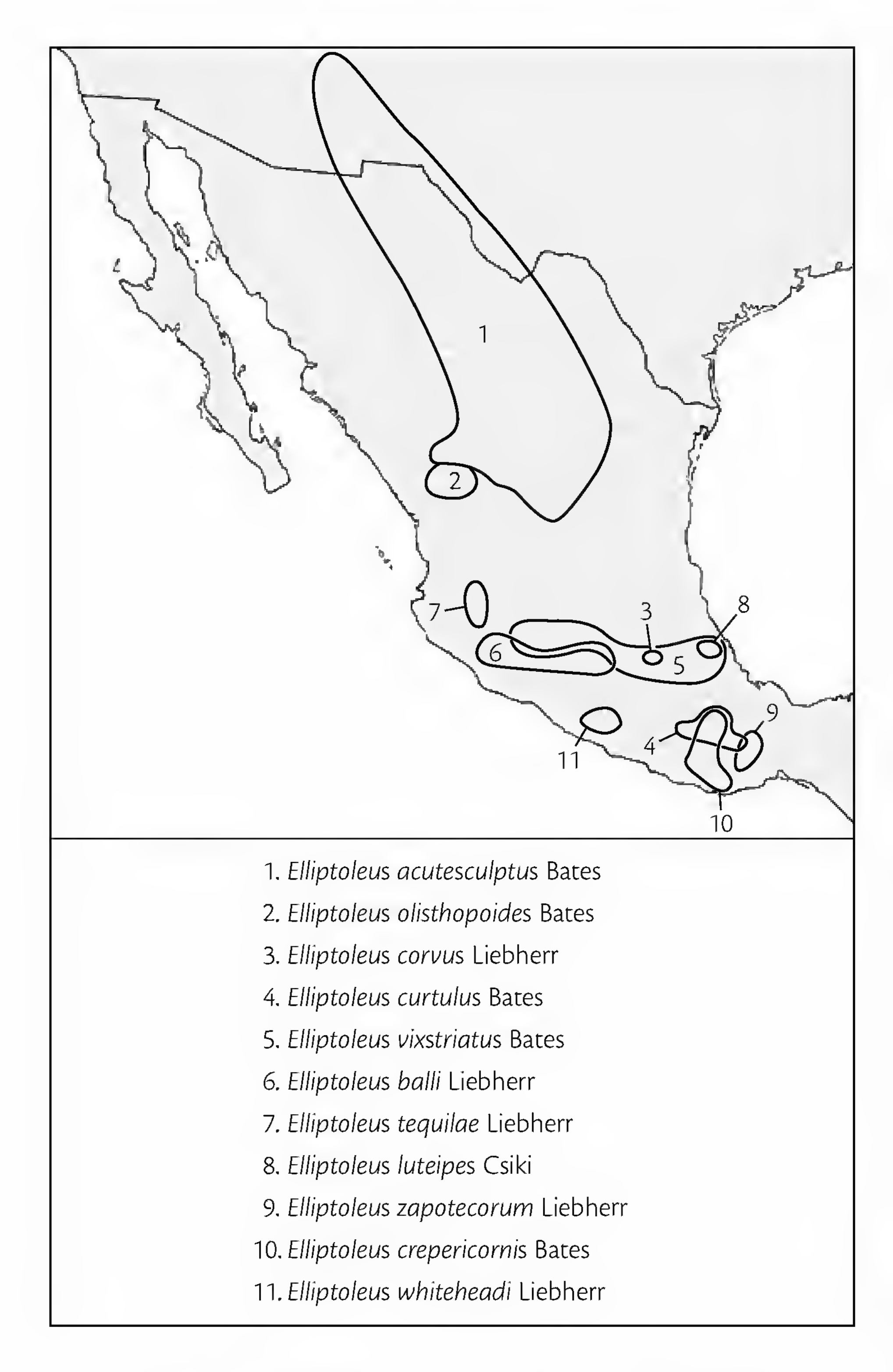


Figura 2.3 Distribución del género *Elliptoleus* (Coleoptera: Carabidae), asignado al patrón neártico (tomado de Liebherr, 1994a).

como los que habitan en las condiciones de la Zona de Transición Mexicana; estos están en los bosques y praderas de montaña y alta montaña. El patrón neártico está constituido por líneas de penetración reciente (Plioceno-Reciente) en la Zona de Transición Mexicana. Sus afinidades con la zona de América del Norte son marcadas (véanse Linsley 1963; Halffter 1964a, b, 1976, 1987, 2003; Evans 1966; Ball 1970; Ball y Edwin 1970; Ball y Negre 1972; Zunino 1984; Peck y Anderson 1985; Martín-Piera y Lobo 1993; Liebherr 1994a, b; Morrone 2005, 2006).

Las especies de afinidades neotropicales en su distribución también muestran una separación en antiguas y modernas (Kohlmann y Halffter 1990). Las especies de distribución antigua no encontraron las barreras que en tiempos posteriores han sido la Faja Volcánica Transmexicana y el Altiplano mexicano. Al levantarse el Altiplano, un conjunto de linajes antiguos quedó aislado e integró el patrón de distribución en el mismo, donde se conservan las afinidades sudamericanas a nivel genérico.

Los linajes de distribución moderna constituyen el patrón neotropical típico, integrado después de la consolidación del puente panameño (hace 3.5 millones de años). En su expansión hacia el norte estos linajes encontraron los obstáculos actuales que representan la Faja Volcánica Transmexicana y el Altiplano. Se trata de especies muy próximas a las del norte de América del Sur (a veces las mismas especies) que se distribuyen en las tierras bajas tropicales de México.

Existe un quinto patrón de distribución, el mesoamericano de montaña (Fig. 2.4), integrado por taxones que han evolucionado en el conjunto geológico que se denomina Núcleo Centroamericano, que presenta en muchos casos importantes expansiones hacia el norte. Las afinidades biogeográficas más importantes son sudamericanas antiguas, pero también incluye algunos elementos procedentes de México al norte del Istmo de Tehuantepec, con afinidades septentrionales antiguas. Durante el Cenozoico Medio llegaron al Núcleo Centroamericano y ahí evolucionaron, expandiéndose después con las líneas de origen sudamericano ya mencionadas. Ecológicamente, los elementos del patrón mesoamericano de montaña están ligados con la selva de montaña y el bosque nublado, penetrando algunos en los bosques de pino-encino más húmedos (Halffter 1978, 1987, 2003; Reyes-Castillo 1978; Reyes-Castillo y Halffter 1978; MacVean y Schuster 1981; Morón 1981, 1983, 1986, 1987, 1991; Quintero y Reyes-Castillo 1983; Llorente-Bousquets 1984; Kohlmann 1984; Castillo y Reyes-Castillo 1984; Zunino y Halffter 1988; Schuster y Reyes-Castillo 1990; Llorente-Bousquets y Escalante-Pliego 1992; Schuster 1992; Whitehead y Ball 1997; Morrone 2005).

2.2.1 Los insectos de la Zona de Transición Mexicana

En ninguna otra región del mundo la fauna de insectos de montaña (por encima de los 2 000 m) es tan distinta a la de las tierras bajas contiguas como en la Zona de Transición Mexicana al norte del Istmo de Tehuantepec. En estas montañas se unen efectos de insularidad y refugio, con la consiguiente multiplicación de endemismos (Ball 1970), con el hecho de que constituyen la continuación —dentro de la Zona de Transición— de la región Neártica. Son las rutas de expansión de la fauna neártica y también el lu-

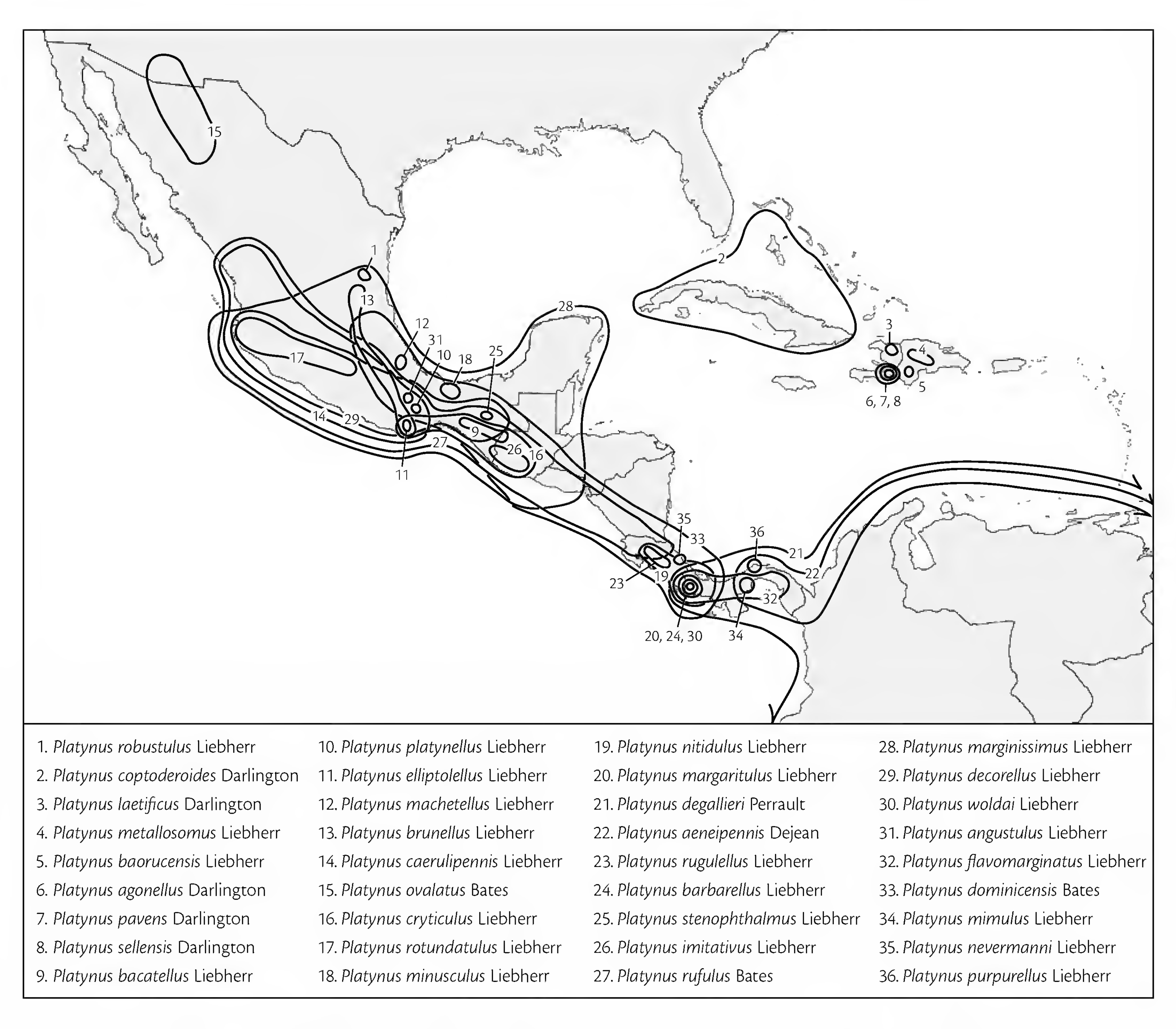


Figura 2.4 Distribución del grupo de especies de *Platynus degallieri* (Coleoptera: Carabidae), asignado al patrón mesoamericano de montaña (tomado de Liebherr, 1994a).

gar donde se conservan más especies paleoamericanas, es decir, de origen septentrional antiguo. Por el contrario, el Altiplano mexicano, que en su extremo sur alcanza altitudes de 2 000 m y superiores, básicamente está colonizado por elementos de origen sudamericano muy antiguo que han evolucionado *in situ;* las tierras bajas tropicales lo están por elementos sudamericanos de origen mucho más reciente y con un grado de diferenciación mucho menor.

Los insectos de las montañas de la Zona de Transición al norte del Istmo de Tehuantepec presentan afinidad septentrional predominante. La parte más característica de esta entomofauna sigue el patrón de distribución neártico, cuyos elementos integran, en forma casi exclusiva, la fauna por encima de los 3 000 m. Hay, además, un fuerte aporte de elementos de líneas paleoamericanas, que a nivel de grupo de especies o de especies son exclusivos de la montaña (Halffter 2003). En los declives internos, a veces hasta altitudes algo superiores a los 2 000 m, se presentan algunas expansiones de elementos que corresponden al patrón de distribución en el Altiplano. En las montañas de Oaxaca-Guerrero, en la Faja Volcánica Transmexicana y en la Sierra Madre Oriental también existen algunas especies vicariantes de líneas mesoamericanas (Llorente-Bousquets 1984). El resultado es una fauna homogénea en cuanto a su composición (un míni-

mo de elementos de origen sudamericano que forman un porcentaje notablemente inferior al que se encuentra en el Altiplano), con una zonación altitudinal bien definida: los elementos del Altiplano y los mesoamericanos por lo general no rebasan los 2 200 o 2 300 m, la fauna mixta neártica-paleoamericana domina entre los 2 000 y 2 800 m, y por encima de los 2 800 m los insectos son exclusivamente neárticos.

Al sur del Istmo de Tehuantepec la composición de la entomofauna es marcadamente diferente. De las montañas de Chiapas a las de Nicaragua se presenta un dominio del elemento mesoamericano, hay pocas especies paleoamericanas y estas, al igual que las neárticas que aún son menos numerosas, muestran vicarianza con formas del norte del Istmo. La disminución en el número de especies y en la diversidad de linajes de origen septentrional señala que en numerosos casos el Istmo ha sido una barrera efectiva. Aún no se han estudiado las implicaciones biogeográficas del movimiento del bloque de Chortis, que en el Oligoceno estuvo al norte del Istmo y hoy es parte importante del Núcleo Centroamericano (Llorente-Bousquets 1996).

2.2.2 Estudios actuales sobre la Zona de Transición Mexicana

Morrone y Márquez (2001) realizaron un análisis panbiogeográfico de la Zona de Transición, basándose en representantes de varias familias de coleópteros (Figs. 2.5a, b, c). Encontraron un trazo generalizado septentrional que básicamente comprende áreas de montaña: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur, y un trazo generalizado meridional que comprende la Sierra Madre de Chiapas y las tierras bajas de Chiapas, el Golfo de México y el litoral del Pacífico. Este trazo se extiende hacia el sur hasta Panamá. El trazo generalizado septentrional comprende la mayor mezcla de elementos neárticos y neotropicales, mezcla que no es solo latitudinal sino también altitudinal, con una mayor influencia neártica en las altitudes mayores y neotropicales en las menores. Muchos de los taxones de insectos han sido asignados a los patrones neártico y paleoamericano. Morrone (2004b, 2006) consideró que por su fauna mixta y su situación geográfica el trazo del norte corresponde a la Zona de Transición Mexicana en sentido estricto, no solo altitudinal sino también latitudinal, con una mayor influencia neártica en las altitudes mayores y neotropical en las partes bajas.

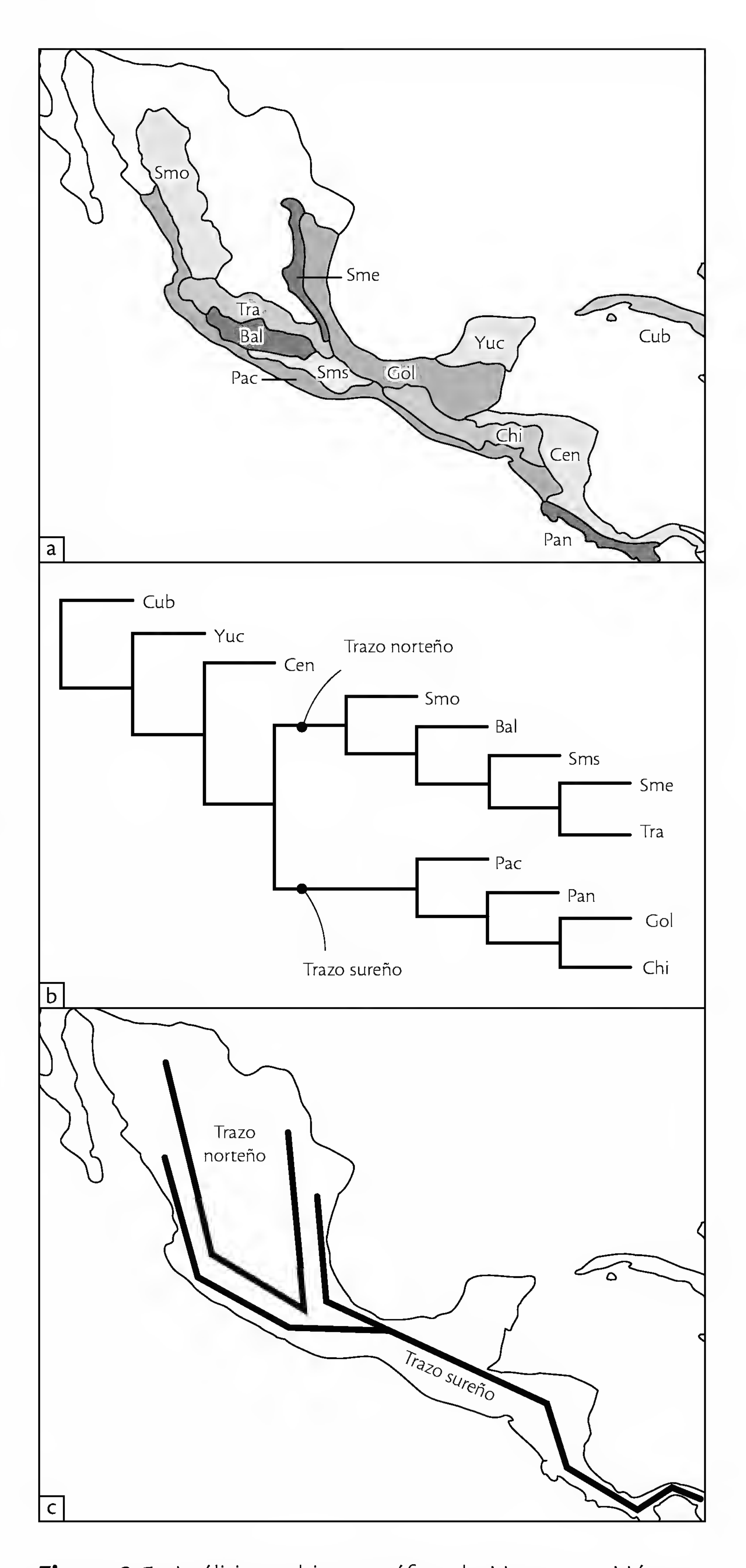


Figura 2.5 Análisis panbiogeográfico de Morrone y Márquez (2001). ***(a)*** Áreas analizadas. Bal, Cuenca del Balsas; Cen, este y centro de América Central; Chi, Chiapas; Cub, Cuba; Gol, Golfo de México; Pac, Costa del Pacífico mexicano; Pan, oeste del Istmo de Panamá; Sme, Sierra Madre Oriental; Smo, Sierra Madre Occidental; Sms, Sierra Madre del Sur; Tra, Faja Volcánica Transmexicana; Yuc, Península de Yucatán; ***(b)*** cladograma obtenido del análisis de parsimonia de endemismos; ***(c)*** trazos generalizados.

Morrone (2004a, b) reunió en la Zona de Transición Mexicana en sentido estricto las provincias de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur. Morrone (2005) señaló que el análisis de Ortega y Arita (1998) con murciélagos establece una zona de transición semejante. Los análisis panbiogeográficos de Ochoa *et al.* (2003), Escalante *et al.* (2004) y Morrone y Gutiérrez (2005) corroboraron la naturaleza transicional de estas provincias (para la regionalización biogeográfica de México véase el capítulo 1 de este volumen). Otros resultados recientes, en gran variedad de grupos de insectos, pueden consultarse en la obra editada por Morrone y Llorente-Bousquets (2006).

2.2.3 La distribución de los vertebrados

Las ideas de Savage (1966, 1982) sobre distribución de anfibios y reptiles de Mesoamérica coinciden en sus rasgos básicos con los patrones de distribución de Halffter. Este autor reconoció un elemento mesoamericano con especies endémicas de México y América Central, pero cuyos taxones emparentados se encuentran en América del Sur; un elemento septentrional antiguo, que incluye géneros primariamente extratropicales en Eurasia y América del Norte, pero que en la Zona de Transición incluye representantes tropicales; un elemento sudamericano, que incluye géneros que arribaron recientemente a Mesoamérica, y un elemento septentrional reciente, que está representado por pocos géneros, sobre todo extratropicales, distribuidos en regiones áridas y semiáridas del sureste de Estados Unidos y en áreas adyacentes de México. Estos últimos aparentemente evolucionaron *in situ* en respuesta a las condiciones de aridez y temperaturas más bajas de la última parte del Cenozoico. Anfibios y reptiles son los vertebrados más antiguos de la actual fauna mexicana. Por eso, al igual que los insectos, su distribución refleja tanto eventos antiguos como modernos.

2.3 Biogeografía histórica de las fanerógamas

Rzedowski (1978) reconoció la existencia de seis elementos florísticos principales en el territorio nacional. El elemento con afinidades meridionales incluye taxones neotropicales, relacionados con formas centroamericanas y sudamericanas y constituye la mayor parte de la flora del país. El elemento con afinidades septentrionales incluye taxones neárticos, relacionados con formas de regiones templadas y frías de Estados Unidos y Canadá. El elemento con afinidades antillanas comprende taxones neotropicales con formas emparentadas con las de las Antillas. El elemento con afinidades con el este de Asia es más evidente en las floras templado-húmedas de montaña, como es el bosque mesófilo de montaña. El elemento con afinidades africanas, poco frecuente, se da en plantas de clima cálido. Finalmente, el elemento endémico, aunque no tan abundante como en Australia o Sudáfrica, es significativo y le confiere un sello particular a la flora del país. Estas relaciones biogeográficas, así como el capítulo sobre provincias florísticas de México (Rzedowski 1978), que distingue 17 provincias (Fig. 2.6), clasificadas, a su vez, en dos reinos y cuatro regiones, han sido ampliamente seguidos en los análisis biogeográficos, en especial los realizados por botánicos.

Rzedowski (1993) estableció una nueva perspectiva para el análisis biogeográfico de las plantas mexicanas. Se trata del concepto de *Megaméxico*, que no considera los límites políticos del país, sino aquellos determinados por factores geomorfológicos y geográficos: fisiográficos, climáticos, edáficos y otros. En Megaméxico I incluye, además del territorio nacional, las partes de las zonas áridas sonorense, chihuahuense y tamaulipeca comprendidas dentro del territorio de Estados Unidos. En Megaméxico II incluye América Central hasta la parte norte de Nicaragua. Megaméxico III comprende tanto Megaméxico I como Megaméxico II. Como puede verse hay coincidencia entre los planteamientos de los diferentes Megaméxicos y los de la Zona de Transición Mexicana.

En 1993, Rzedowski retomó el tema de las afinidades biogeográficas relacionándolo con el endemismo. Así, el elevado endemismo de las fanerógamas de México (10% de los géneros y 52% de las especies del territorio nacional; 17% de los géneros y 72% de las especies considerando Megaméxico III) claramente señala que el país ha sido lugar de origen y evolución de gran número de linajes (véase el recuadro 2.1). Al respecto, Rzedowski (1993) señala que en las zonas áridas y semiáridas del norte de México las plantas han experimentado un intenso proceso evolutivo, dando lugar a una rica y muy característica flora con formas especiales de desarrollo; que la flora de las regiones semihúmedas comprende muchos elementos originados en otras partes del mundo, pero que han tenido una importante evolución y radiación *in situ*, y que la flora de las áreas cálido-húmedas del este y sureste del país también es variada; sin embargo, México no ha sido un centro importante en su evolución. La flora

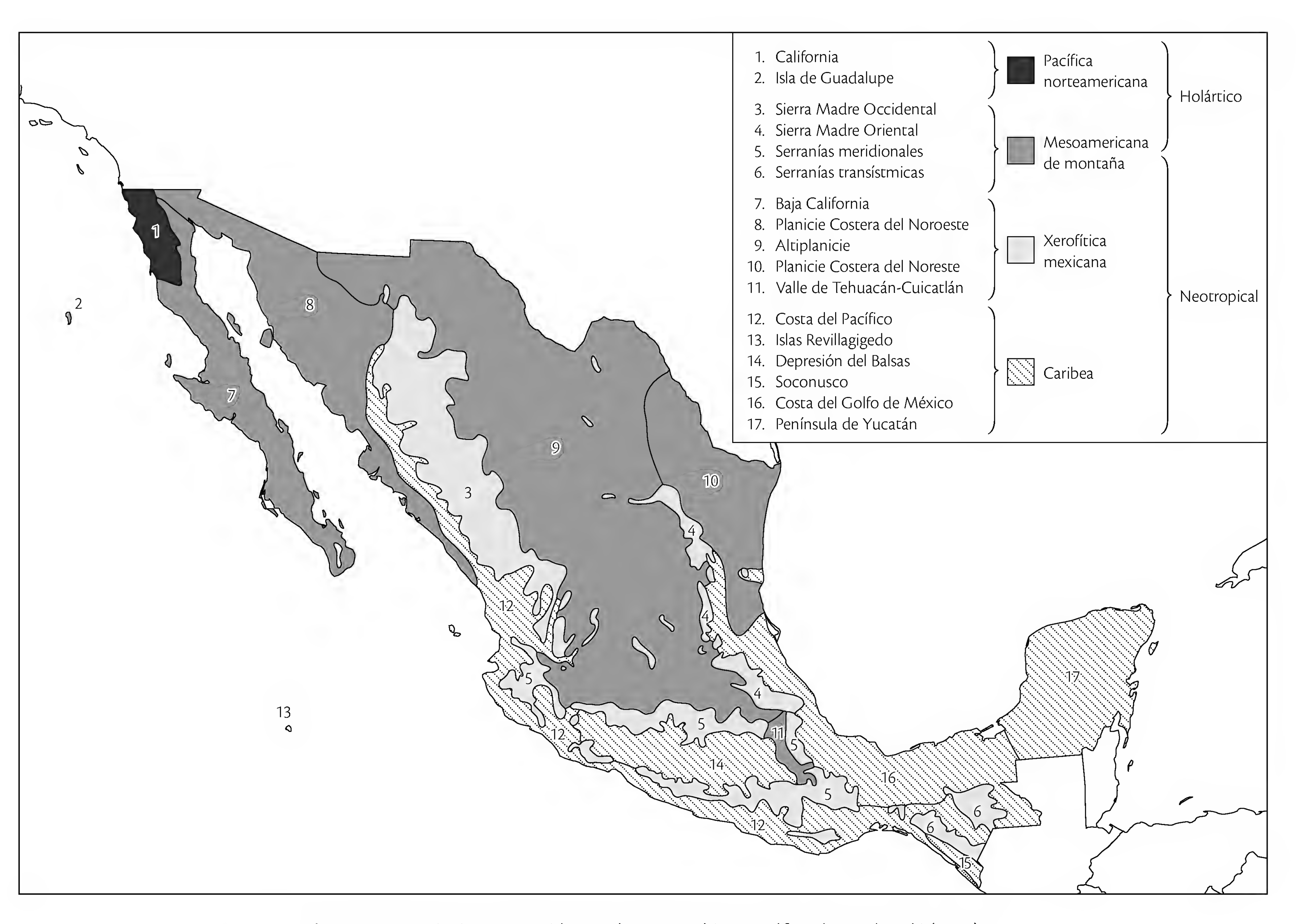


Figura 2.6 Provincias reconocidas en el esquema biogeográfico de Rzedowski (1978).
1. California; 2. Isla de Guadalupe; 3. Sierra Madre Occidental; 4. Sierra Madre Oriental; 5. Serranías meridionales; 6. Serranías transístmicas; 7. Baja California; 8. Planicie Costera del Noroeste; 9. Altiplanicie; 10. Planicie Costera del Noreste; 11. Valle de Tehuacán-Cuicatlán; 12. Costa del Pacífico; 13. Islas Revillagigedo; 14. Depresión del Balsas; 15. Soconusco; 16. Costa del Golfo de México; 17. Península de Yucatán.

Recuadro 2.1 México como área de origen y diversificación de linajes vegetales[1]

La complejidad de la topografía y la geología de México, aunada a una gama amplia de climas y microclimas presentes en el territorio, dieron como resultado una variedad de ecosistemas compuestos por numerosos hábitats, en los que se ha llevado a cabo un complicado proceso de integración y evolución de taxones vegetales. Esto se manifiesta en la presencia de un porcentaje elevado de taxones endémicos (10% de los géneros y 52% de las especies), así como de taxones ampliamente diversificados y que concentran su mayor diversidad de especies y formas biológicas en el territorio mexicano. Destacan las xerófitas, los árboles y las epífitas como grupos particularmente diversos, mientras que las zonas áridas y semiáridas del norte son reconocidas como centros de evolución y las regiones semihúmedas como de radiación secundaria de la flora mexicana (Rzedowski, 1993, 2005). En el cuadro 1 se presentan los 80 géneros más diversificados en nuestro país.

La evolución de las floras modernas de México comenzó a fines del Cretácico, cuando se inició el contacto hacia el norte con la América boreal; no así hacia el sur y el este, ya que las conexiones con América Central y las Antillas se establecieron e interrumpieron durante el Cenozoico (Rzedowski 1978).

La afinidad de la flora mexicana con las floras de otras partes del mundo se manifiesta en cinco tipos *principales: a*] *Meridional*. Relaciones que se establecen entre México, América Central y América del Sur. Los componentes meridionales son los mejor representados en la flora mexicana, aunque sus interrelaciones se han estudiado poco. *b*] *Boreal*. Relaciones que se establecen con la flora de Estados Unidos, Canadá y algunos elementos holárticos. Su representación en la flora mexicana se encuentra en una menor proporción que los elementos de afinidad meridional. No obstante, son significativos históricamente. *c*] *Antillano*. Elementos vinculados con la flora de las Antillas. Pese a la cercanía entre ambas zonas, la proporción de elementos antillanos presentes en México es menor; en la Península de Yucatán es donde la relación es más fuerte, en particular a nivel de especie. *d*] *Del este asiático*. Las similitudes de la flora mexicana con la del este de Asia se consideran significativas dada la distancia que separa ambas regiones. Este tipo de afinidad se concentra en las partes más húmedas de México, tanto en las montañas como en altitudes bajas. *e*] *Africano*. Las relaciones florísticas con África son remotas, al menos en las plantas vasculares. Se trata de

Cuadro 1 Géneros de plantas más diversificados en México

Género	Especies	Género	Especies	Género	Especies	Género	Especies
Salvia	310	*Epidendrum*	100	*Dioscorea*	70	*Acourtia*	55
Euphorbia s.l.	240	*Mimosa*	100	*Passiflora*	70	*Bidens*	55
Ipomoea	170	*Stevia*	100	*Peperomia*	70	*Bouteloua*	55
Tillandsia	165	*Cyperus*	95	*Aristolochia*	65	*Chamaedorea*	55
Senecio s.l.	155	*Astragalus*	90	*Brongniartia*	65	*Cirsium*	55
Mammillaria	150	*Erigeron*	90	*Lepanthes*	65	*Oncidium*	55
Solanum	150	*Justicia*	90	*Lupinus*	65	*Phoradendron*	55
Quercus	140	*Paspalum*	90	*Ruellia*	65	*Selaginella*	55
Agave	125	*Acacia*	85	*Senna*	65	*Cuscuta*	50
Croton	125	*Bursera*	85	*Asclepias*	60	*Echeandia*	50
Muhlenbergia	120	*Polygala*	85	*Cheilantes*	60	*Elaphoglossum*	50
Verbesina	120	*Cuphea*	80	*Coryphantha*	60	*Eragrostis*	50
Ageratina	115	*Opuntia*	80	*Eriogonum*	60	*Hechtia*	50
Carex	115	*Panicum*	80	*Eryngium*	60	*Jatropha*	50
Dalea	115	*Asplenium*	75	*Gonolobus*	60	*Lobelia*	50
Acalypha	110	*Brickellia*	75	*Piper*	60	*Malaxis*	50
Sedum	110	*Lonchocarpus*	75	*Psychotria*	60	*Pinus*	50
Begonia	100	*Miconia*	75	*Stelis*	60	*Polypodium*	50
Desmodium	100	*Viguiera*	75	*Thelypteris*	60	*Rhynchospora*	50
Echeveria	100	*Castilleja*	70	*Vernonia s.l.*	60	*Valeriana*	50

Recuadro 2.1 [*continúa*]

elementos característicos de áreas con clima caliente y de algunas xerófitas.

Podemos concluir entonces que la composición de la flora mexicana está integrada por tres elementos principales: meridionales, boreales y endémicos y, a su vez, México ha sido sitio de origen y evolución de gran número de linajes vegetales, particularmente en *a*] zonas áridas y semiáridas del norte de México, donde ha tenido su origen una flora moderadamente rica con sello propio y con formas biológicas especializadas; *b*] floras de las regiones semihúmedas, donde se desarrollaron en gran proporción con base en elementos que existen en otras partes del mundo (un considerable número de estos elementos ha experimentado radiación secundaria local, dando como resultado una flora cuantiosa y diversificada), y *c*] flora de las regiones húmedas, sobre todo las cálido-húmedas del este y sureste del país, que son muy variadas aunque para las cuales hasta el momento no existen muchos indicios de que México pudiera haber sido un centro importante de su evolución, sino solo de una especiación reciente.

En el cuadro 2 se observan algunos grupos supragenéricos y géneros mexicanos representantes de las afinidades mencionadas.

1 Elaborado por Olivia Yáñez Ordóñez, con información tomada de Rzedowski (1978, 1993, 2005).

Cuadro 2 Grupos supragenéricos y géneros de plantas presentes en México y su afinidad con otras floras del mundo

Meridional	Boreal	Endémica	Asiática	Africana	Antillana
Bromeliaceae	*Pinus*	Crossosomataceae	*Calophyllum*	*Carpodiptera*	*Acoelorrhaphe*
Brunelliaceae	*Quercus*	Fouquieriaceae	*Cephalanthus*	*Ceiba*	*Cameraria*
Cyclanthaceae	*Abies*	*Echinocereus*	*Phoebe*	*Chlorophora*	*Coccothrinax*
Tovariaceae	*Alnus*	*Coryphantha*	*Protium*	*Erblichia*	*Drejerella*
Vochysiaceae	*Cupressus*	*Ferocactus*	*Sageretia*	*Guarea*	*Erithalis*
Anthurium	*Juniperus*	*Cowania*	*Sapindus*	*Hirtella*	*Ernodea*
Aspidosperma	*Liquidambar*	*Dasylirion*	*Sloanea*	*Lonchocarpus*	*Metopium*
Brosimum	*Arbutus*	*Lindleyella*	*Spondia*	*Lippia*	*Pseudophoenix*
Byrsonima	*Arceuthobium*	*Machaerocereus*	*Clethra*	*Swartzia*	*Rachichallis*
Castilla	*Arctostaphylos*	*Mortonia*	*Cleyera*	*Trichilia*	*Strumpfia*
Cecropia	*Calochortus*	*Nerisyrenia*	*Deutzia*	*Urea*	*Thrinax*
Chamaedora	*Ceanothus*	*Olneya*	*Distylium*	*Vismia*	
Jacobinia	*Cercocarpus*	*Pachycornus*	*Drimys*	*Menodora*	
Lasiacis	*Chimaphila*	*Psilostrophe*	*Engelhardtia*	*Oligomeris*	
Maranta	*Garrya*	*Sartwellia*	*Gaultheria*	*Peganum*	
Maxillaria	*Holodiscus*	*Sericodes*	*Laplacea*	*Thamnosma*	
Piptadenia	*Lewisia*	*Venegasia*	*Litsea*		
Pseudolmedia	*Mimulus*	*Viscainoa*	*Magnolia*		
Psidium	*Muhlenbergia*	*Xylonagra*	*Meliosma*		
Theobroma	*Penstemon*	*Chiranthodendron*	*Microtropis*		
Zamia	*Phacelia*	*Iostephane*	*Mitrastemon*		
Alloplectus	*Pseudotsuga*	*Jaliscoa*	*Perrottetia*		
Billia	*Sidalcea*	*Milla*	*Saurauia*		
Brunellia	*Tauschia*	*Nolina*	*Staphylea*		

Cuadro 2 [*concluye*]

Meridional	Boreal	Endémica	Asiática	Africana	Antillana
Cavendishia	*Amelanchier*	*Weldenia*	*Symplocos*		
Centropogon	*Cirsium*	*Bursera*	*Turpinia*		
Clusia	*Claytonia*	*Beltrania*			
Deppea	*Crataegus*	*Celaenodendron*			
Drymonia	*Delphinium*	*Conzattia*			
Fuchsia	*Fraxinus*	*Eryngiophyllum*			
Hedyosmum	*Heuchera*	*Plagiolophus*			
Hoffmania	*Juniperus*	*Pseudosmodingium*			
Hypocyrta	*Pedicularis*				
Macleania	*Philadelphus*				
Oreopanax	*Platanus*				
Podocarpus	*Populus*				
Roupala	*Pyrola*				
Satyria	*Salix*				
Tibouchina					
Topobea					
Weinmannia					
Braccharis					
Calceolaria					
Calea					
Cestrum					
Chaptalia					
Eupatorium					
Lamourouxia					
Orthrosanthus					
Perezia					
Pernettya					
Stevia					
Tagetes					
Tigridia					
Tillandsia					
Triniochloa					
Ungi					
Viguiera					
Allenrolfea					
Larrea					
Maytenus					
Nicotiana					
Pappophorum					
Porlieria					
Prosopis					

fanerogámica de México tiene cuatro veces más afinidades con la flora de América del Sur que con la de América del Norte, prueba de que un buen número de plantas mexicanas proceden del sur.

Según Rzedowski (1993), Megaméxico III incluye 400 géneros endémicos (17% de la flora mexicana) y una estimación conservadora de 12 900 especies endémicas (72% de la flora mexicana). El alto grado de endemismo, asociado con su notable diversidad, señala que el país ha sido lugar de origen y diversificación de gran número de plantas. Lo anterior es particularmente notable en las zonas áridas y semiáridas; por ejemplo las Cactaceae, que, aunque de origen sudamericano, tienen su máxima diversidad, abundancia e importancia en México, con alrededor de 900 especies, de las cuales más de 95% está restringido a Megaméxico I.

Otras partes del país también han sido centros activos de especiación. Así, las montañas en sus partes semihúmedas frías tienen una flora rica que se ha desarrollado ahí. A su vez, el bosque nublado ha sido escenario significativo para la especiación de las epífitas. Aunque, como queda señalado, México es un importante centro de diversificación para muchos linajes de plantas, es evidente que numerosos componentes de la flora o de sus ancestros se han diversificado primariamente en otras partes del mundo. De manera general se han reconocido tres componentes principales en la flora de México: de afinidad austral, de afinidad septentrional y endémico o indígena. Ya nos hemos referido a la composición de estos componentes siguiendo a Rzedowski (1978).

Las afinidades con el sur colocan una parte de México en el reino florístico Neotropical (equivalente a la región Neotropical de la fauna) y sugieren que una porción importante de la flora mexicana se ha originado en América Central y del Sur. Por otra parte, muchos de los linajes que actualmente se encuentran en el Neotrópico parecen haberse originado en México y emigrado al sur, o bien llegado a México y al Neotrópico de otras partes del mundo. También debe señalarse la expansión de elementos de origen mexicano hacia el norte, en especial plantas de los climas árido o semiárido, aunque también de otros ambientes.

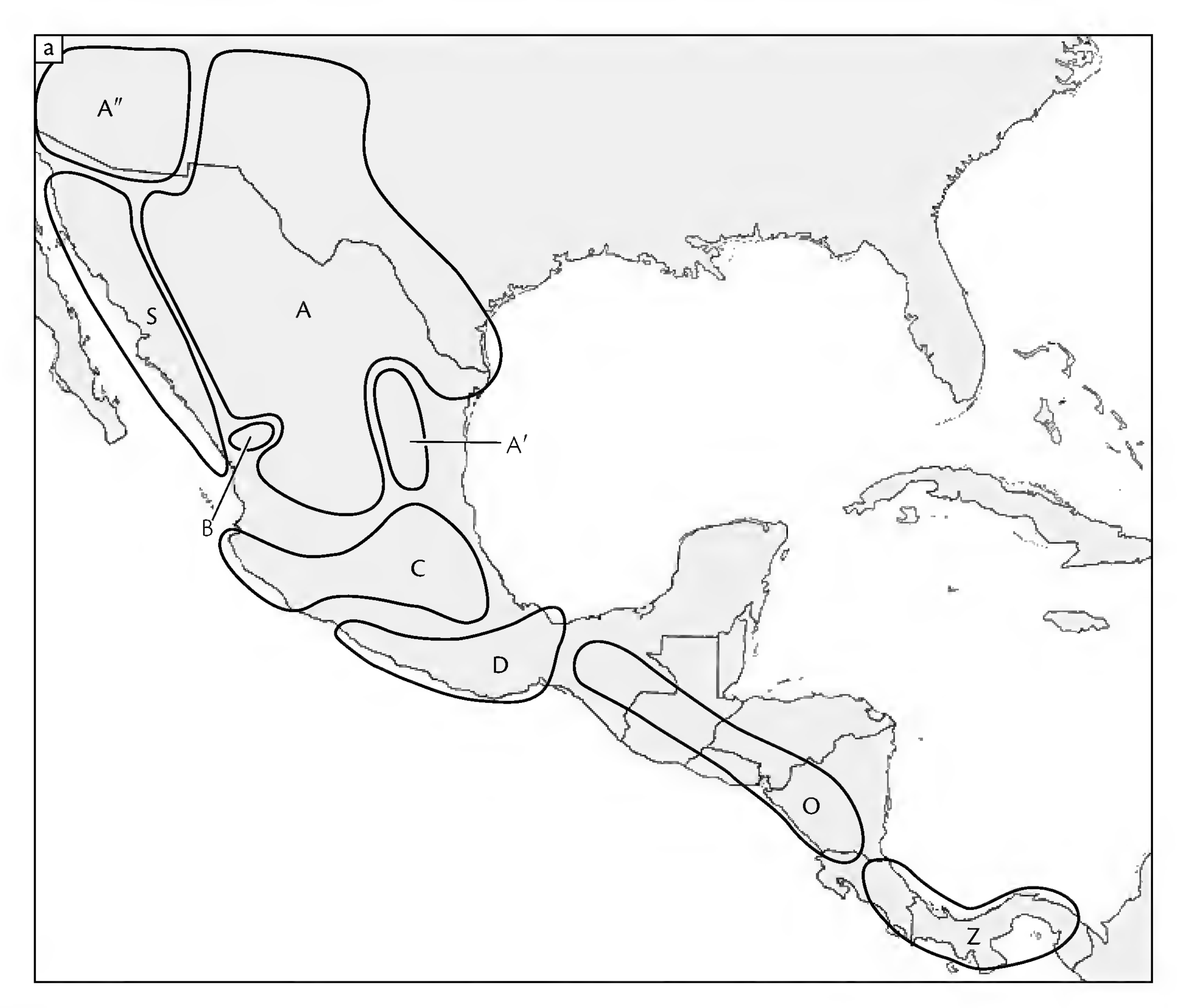
La evidencia de plantas que hayan llegado a México y al Neotrópico de otras partes del mundo es más difícil de establecer, pero no menos significativa. Así, *Bursera*, tan importante en la flora de la vertiente pacífica de México, probablemente es de origen africano, región donde se encuentran sus parientes más próximos. Al igual ocurre con el mezquite (*Prosopis*), que es de ascendencia africana a pesar de su diversificación en América del Sur. Se supone que *Bursera*, *Prosopis* y otros géneros de plantas se vinculan con México vía Laurasia (la masa continental del norte) durante los largos periodos del Terciario en que el clima fue más cálido que ahora. Así, pueden ser equivalentes al patrón paleoamericano propuesto para los insectos. Los bosques nublados de México y América Central contienen un importante grupo de géneros que comparten con el este de Asia. Varios de estos géneros están representados en América del Sur y otros en el este de América del Norte. La ruta de expansión sugerida para estos elementos es el Estrecho de Bering y el oeste de América del Norte. La influencia de elementos florísticos característicos de las islas del Caribe es manifiesta en la Península de Yucatán y menor en otras regiones del país.

De acuerdo con la información paleobotánica disponible, las características básicas de la distribución de las fanerógamas en México se establecieron durante el Terciario Medio, en muchos casos incluso antes. Sin embargo, los cambios orográficos y las fluctuaciones climáticas —ocurridos durante el Pleistoceno— contribuyeron ampliamente a la diversificación de la flora mexicana. Rzedowski llevó a cabo en 2005 un estudio de síntesis fitogeográfica de México (véase el recuadro 2.1).

2.4 Otros estudios sobre la biogeografía histórica de México

Liebherr (1994a) realizó un análisis biogeográfico cladístico con base en 14 taxones de Carabidae (Insecta: Coleoptera) que habitan la Zona de Transición Mexicana (Fig. 2.7a, b). Obtuvo un cladograma general de áreas en el cual la Sierra Madre Oriental resultó el área hermana de las restantes áreas estudiadas, las cuales constituyen una tricotomía que comprende el sur de la Sierra Madre Occidental; el resto de la Sierra Madre Occidental junto con el Altiplano mexicano, el Desierto Sonorense y las montañas de Arizona, y la Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre del Sur, la Sierra Madre de Chiapas y la Cordillera de Talamanca (Costa Rica). Como evento vicariante, el Istmo de Tehuantepec básicamente sería relevante para taxones del patrón neártico.

Marshall y Liebherr (2000) realizaron un análisis biogeográfico cladístico que incluyó 30 géneros o grupos de especies de insectos, peces, reptiles y plantas. Obtuvieron cuatro cladogramas generales de área, de los cuales seleccionaron uno. Éste muestra una dicotomía básica entre dos áreas: una septentrional que incluye la Sierra Madre Occidental y la Oriental y los desiertos de Sonora



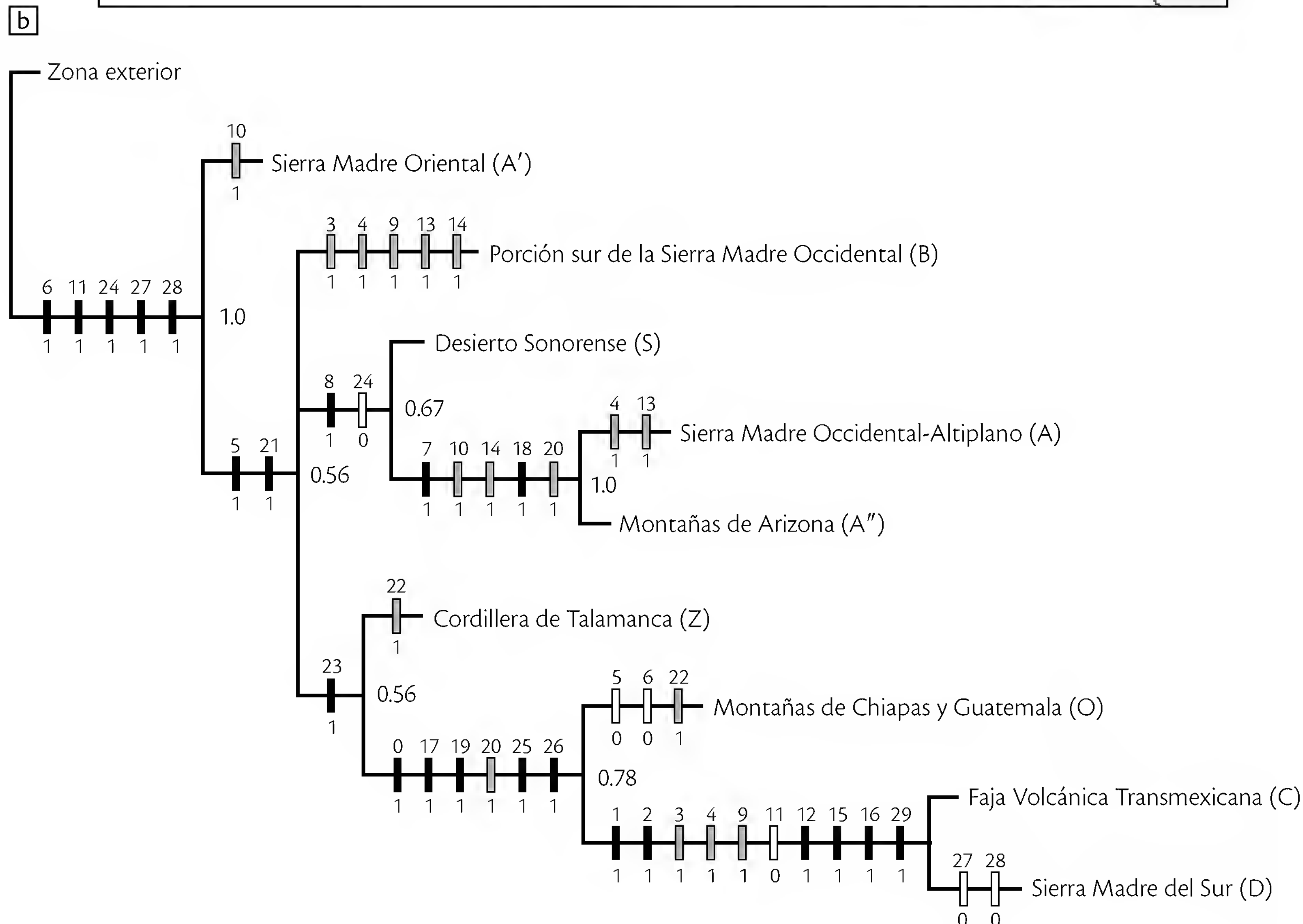


Figura 2.7 Análisis biogeográfico cladístico de Liebherr (1994a).
A. Sierra Madre Occidental-Altiplano mexicano; A′. Sierra Madre Oriental; A″. Montañas de Arizona; B. Porción sur de la Sierra Madre Occidental; C. Faja Volcánica Transmexicana; D. Sierra Madre del Sur; O. Montañas de Chiapas y Guatemala; S. Desierto Sonorense; Z. Cordillera de Talamanca.

y Arizona, y otra meridional que incluye la Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre del Sur y la de Chiapas, el sur de la Sierra Madre Occidental y la cordillera de Talamanca en América Central.

Flores-Villela y Goyenechea (2001) llevaron a cabo un análisis con el fin de elucidar las relaciones entre varias áreas de endemismo mesoamericanas. Utilizaron los cladogramas de varios taxones de reptiles, anfibios y dos géneros de Carabidae (Coleoptera). Obtuvieron seis cladogramas generales de área que en general señalan una relación estrecha entre el Desierto Sonorense y el Chihuahuense; entre las tierras bajas del Pacífico de América Central, las tierras bajas del Pacífico mexicano y la cuenca del Balsas; entre las tierras semiáridas de Tamaulipas y sur de Texas y la Sierra Madre Occidental, y entre la Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana.

Morrone y Márquez (2001) llevaron a cabo un análisis panbiogeográfico de varios taxones del orden Coleoptera distribuidos en México, América Central y las Antillas. El análisis de parsimonia de endemismos produjo un cladograma con dos clados principales que fueron convertidos en trazos generalizados: *a*] un trazo generalizado septentrional, que abarca la Sierra Madre Occidental, la Oriental y la del Sur, la Faja Volcánica Transmexicana y la Cuenca del Balsas, y *b*] un trazo generalizado meridional, que comprende América Central, Chiapas y las costas del Pacífico y del Golfo de México. Morrone y Márquez (2003) agregaron otros tres trazos generalizados: neártico californiano, neártico continental y antillano (Fig. 2.8).

Márquez y Morrone (2003) analizaron la biogeografía de dos géneros de Staphylinidae (Coleoptera) reconociendo seis trazos generalizados: Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, mesoamericano septentrional, mesoamericano meridional y sudamericano del noroeste. De acuerdo con su análisis, el Istmo de Tehuantepec y las tierras bajas de Nicaragua constituyen eventos vicariantes importantes. Abrahamovich *et al.* (2004), al analizar la distribución geográfica de varias especies americanas de *Bombus* (Hymenoptera: Apidae), hallaron ocho trazos generalizados: mexicano de montaña, mesoamericano septentrional, mesoamericano meridional, mesoamericano amplio, andino septentrional, yungas, sudeste de Brasil y sudamericano amplio.

Corona y Morrone (2005) analizaron 29 especies norteamericanas, centroamericanas y antillanas de *Lampetis* (Coleoptera: Buprestidae); hallaron 17 trazos generalizados: tres en la región Neártica, seis en la Zona de Transición Mexicana y ocho en la región neotropical (dos en el dominio antillano y seis en el mesoamericano). Además, identificaron seis nodos en la Zona de Transición Mexicana (Sierra Madre del Sur y Faja Volcánica Transmexicana) y en la región Neotropical (Golfo de México y Costa del Pacífico mexicano). Dos de los nodos se encontraron en el Istmo de Tehuantepec, que según estos autores representa un área clave para la evolución biogeográfica de Mesoamérica.

Morrone y Gutiérrez (2005) analizaron los trazos individuales de 112 especies de pulgas (Siphonaptera). Obtuvieron 34 trazos generalizados distribuidos en la Zona de Transición Mexicana (20), la región Neártica conjuntamente con la Zona de Transición Mexicana (8), la región Neártica (4) y la región Neotropical conjuntamente con la Zona de Transición Mexicana (2). Además, identificaron 23 nodos concentrados en las provincias de la Faja Volcánica Transmexicana (14), Sierra Madre Oriental (5) y Sierra Madre del Sur (4) asignadas a la Zona de Transición Mexicana.

Mención aparte merecen varias contribuciones recientes que proponen hipótesis biogeográficas basadas en caracteres moleculares (Sullivan *et al.* 1997; Grismer 1999; Cuenca *et al.* 2003; García-Moreno *et al.* 2004; Hasbun *et al.* 2005; Mateos 2005; Wuster *et al.* 2005; León-Paniagua *et al.* 2007). Estos análisis permiten incorporar información temporal, para determinar el momento en que se han integrado los distintos conjuntos de taxones que conforman un componente biótico.

Los trabajos antes reseñados confirman la idea de una zona de transición entre las regiones Neártica y Neotropical; incluso en varios casos son consistentes con los patrones propuestos por Halffter. Hay una diferencia importante entre estos patrones y los análisis panbiogeográficos: en los primeros un elemento fundamental son las afinidades taxonómicas de los taxones estudiados con las formas más próximas fuera de la Zona de Transición Mexicana. Estas son las que permiten establecer las afinidades filogenéticas y los posibles orígenes septentrional o sudamericano. Las diferencias que muestran los distintos análisis corresponden a las peculiaridades biogeográficas e incluso ecológicas de los taxones estudiados, lo que es particularmente importante cuando el análisis se basa en las especies de un género (Morrone y Llorente-Bousquets, 2006).

Aún falta un trabajo que sintetice los estudios cladísticos y biogeográficos. En un esfuerzo de síntesis, Morrone (2005) incluyó los aportes de esta biogeografía histórica y los relacionó con la división en regiones, zona de transición, subregiones y provincias (véase el capítulo 1 de este volumen).

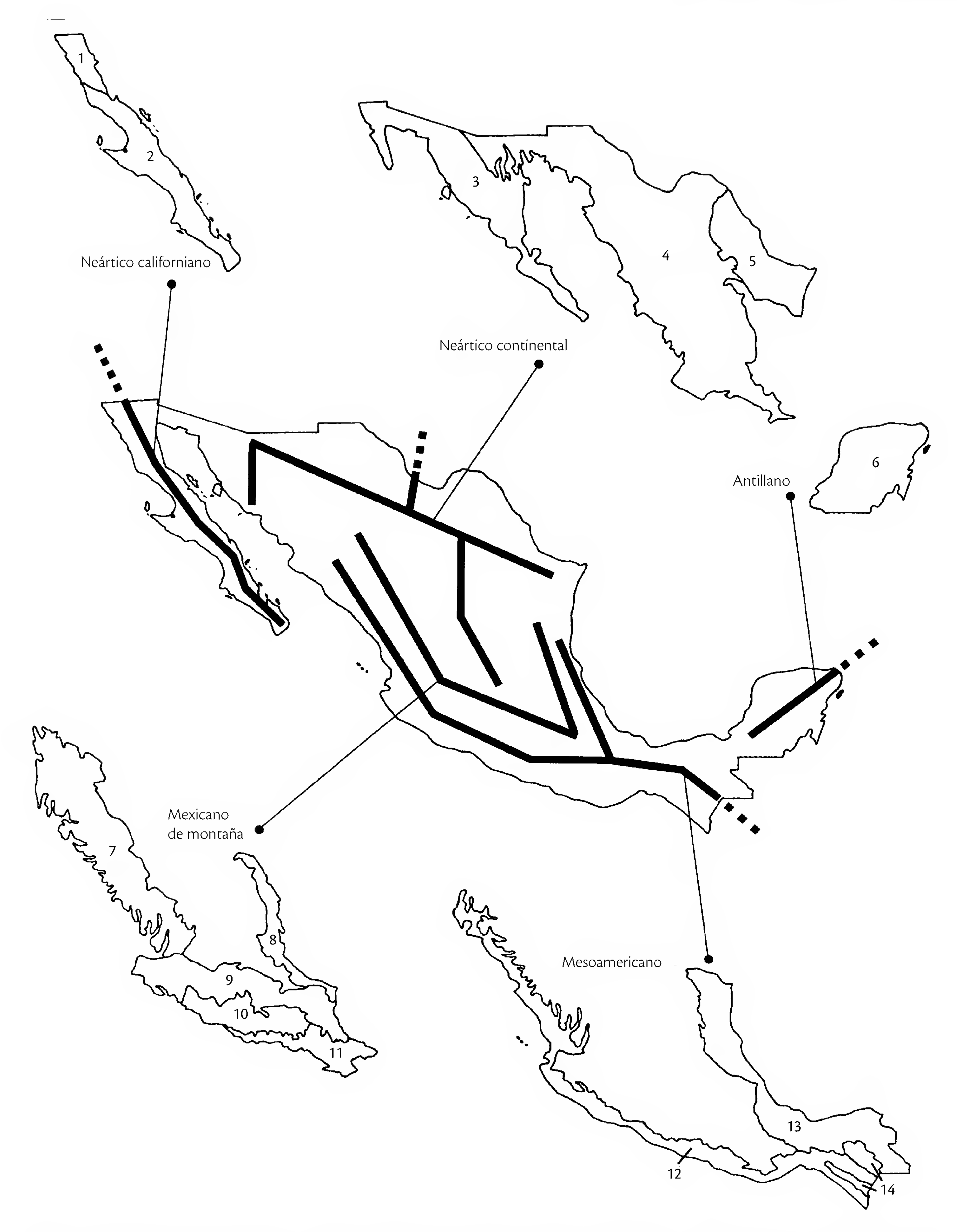


Figura 2.8 Trazos generalizados reconocidos por Morrone y Márquez (2003), junto con las provincias que los integran. 1. California; 2. Baja California; 3. Sonora; 4. Altiplano mexicano; 5. Tamaulipas; 6. Península de Yucatán; 7. Sierra Madre Occidental; 8. Sierra Madre Oriental; 9. Faja Volcánica Transmexicana; 10. Cuenca del Balsas; 11. Sierra Madre del Sur; 12. Costa del Pacífico mexicano; 13. Golfo de México; 14. Chiapas.

Referencias

Abrahamovich, A., N.B. Díaz y J.J. Morrone. 2004. Distributional patterns of the Neotropical and Andean species of the genus *Bombus* (Hymenoptera: Apidae). *Acta Zool. Mex.* (n.s.) **20**: 99-117.

Axelrod, D.I. 1979. Age and origin of the Sonoran Desert vegetation. *Occas. Pap. Calif. Acad. Sci.* **132**: 1-74.

Ball, G.E. 1970. Barriers and southward dispersal of the Holarctic boreomontane element of the family Carabidae in the mountains of Mexico. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.* (México) **17**: 91-112.

Ball, G.E., y T.L. Edwin. 1970. A taxonomic synopsis of the tribe Loricerini (Coleoptera: Carabidae). *Can. J. Zool.* **47**: 877-907.

Ball, G.E., y J. Negre. 1972. The taxonomy of the Nearctic species of the genus *Calathus* Bonelli (Coleoptera: Carabidae). *Trans. Amer. Ent. Soc.* **98**: 412-533.

Castillo, C., y P. Reyes-Castillo. 1984. Biosistemática del género *Petrejoides* Kuwert (Coleoptera: Passalidae). *Acta Zool. Mex.* (n.s.) **4**: 1-84.

Corona, A.M., y J.J. Morrone. 2005. Track analysis of the species of *Lampetis* (Spinthoptera) Casey, 1909 (Coleoptera: Buprestidae) in North America, Central America, and the West Indies. *Caribb. J. Sci.* **41**: 37-41.

Cuenca, A., A.E. Escalante y D. Piñero. 2003. Long-distance colonization, isolation by distance, and historical demography in a relictual Mexican pinyon pine (*Pinus nelsonii* Shaw) as revealed by paternally inherited genetic markers (cpSSRs). *Mol. Ecol.* **12**: 2087-2097.

Escalante, T., G. Rodríguez y J.J. Morrone. 2004. The diversification of the Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone. *Biol. J. Linn. Soc.* **83**: 327-339.

Evans, H.E. 1966. A revision of the Mexican and Central American spider wasps of the subfamily Pompilinae (Hymenoptera: Pompilidae). *Mem. Amer. Ent. Soc.* **20**: 1-442.

Ferrusquía Villafranca, I. 1992. Regionalización biogeográfica de México. *Atlas Nacional de México*, Instituto de Geografía, UNAM, México.

Ferrusquía Villafranca, I. 1993. Geology of Mexico: A synopsis, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico. Origins and distribution.* Oxford University Press, Nueva York, pp. 3-108.

Flores-Villela, O., e I. Goyenechea. 2001. A comparison of hypotheses of historical biogeography for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern, en J.D. Johnson, R.G. Webb y O. Flores-Villela (eds.), *Mesoamerican herpetology: Systematics, zoogeography and conservation.* The University of Texas at El Paso, El Paso, pp. 171-181.

García-Moreno, J., A.G. Navarro-Sigüenza, A.T. Peterson y L.A. Sánchez-González. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush-tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Mol. Phylog. Evol.* **33**: 186-196.

Grismer, L.L. 1999. Phylogeny, taxonomy, and biogeography of *Cnemidophorus hyperythrus* and *C. ceralbensis* (Squamata: Teiidae) in Baja California, Mexico. *Herpetologica* **55**: 28-42.

Halffter, G. 1964a. La entomofauna americana: ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomol. Mex.* **6**: 1-108.

Halffter, G. 1964b. Las regiones Neártica y Neotropical desde el punto de vista de su entomofauna. *An. II Congr. Latinoamer. Zool.* (São Paulo) **1**: 51-61.

Halffter, G. 1972. Éléments anciens de l'entomofaune neotropicale: ses implications biogéographiques, en *Biogéographie et liasons intercontinentales au cours du Mésozoique*, 17me Congr. Int. Zool. (Montecarlo), pp. 1-40.

Halffter, G. 1974. Éléments anciens de l'entomofaune neotropicale: ses implications biogéographiques. *Quaest. Entomol.* **10**: 223-262.

Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.* **35**: 1-64.

Halffter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el mesoamericano de montaña. *Folia Entomol. Mex.* **39-40**: 219-222.

Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annu. Rev. Entomol.* **32**: 95-114.

Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central, en J.J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp. 87-97.

Halffter, G., M.E. Favila y L. Arellano. 1995. Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron* **9**: 151-185.

Hasbun, C.R., A. Gómez, G. Kohler y D.H. Lunt. 2005. Mitochondrial DNA phylogeography of the Mesoamerican spiny-tailed lizards (*Ctenosaura quinquecarinata* complex): Historical biogeography, species status, and conservation. *Mol. Ecol.* **14**: 3095-3107.

Kohlmann, B. 1984. Biosistemática de las especies norteamericanas del género *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* **60**: 3-81.

Kohlmann, B., y G. Halffter. 1990. Reconstruction of a specific example of insect invasion waves: The cladistic analysis of *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) and related genera in North America. *Quaest Entomol.* **26**: 1-20.

León-Paniagua, L., A.G. Navarro-Sigüenza, B.E. Hernández-Baños y J.C. Morales. 2007. Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae:

Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Mol. Phylog. Evol.* **42**:653-662.
Liebherr, J.K. 1994a. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *Canad. Entomol.* **126**:841-860.
Liebherr, J.K. 1994b. Identification of New World *Agonum*, review of the Mexican fauna, and description of *Incagonum*, new genus, from South America (Coleoptera: Carabidae; Platynini). *J. New York Entomol. Soc.* **102**:1-55.
Linsley, G.E. 1963. Behring arc relationship of Cerambycidae and their host plants, en J.L. Gressitt (ed.), *Symposium Pacific Basin Biogeography*. Bishop Museum Press, Honolulú, pp. 159-178.
Llorente-Bousquets, J. 1984. Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial referencia del género *Enantia* Huebner (Lepidoptera: Pieridae). *Folia Entomol. Mex.* **58**:1-207.
Llorente-Bousquets, J. 1996. Biogeografía de artrópodos de México. ¿Hacia un nuevo enfoque?, en J. Llorente, A.N. García y E. González (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I. UNAM, México, pp. 41-56.
Llorente-Bousquets, J., y P. Escalante-Pliego. 1992. Insular biogeography of submontane humid forests in Mexico, en S.P. Darwin y A.L. Welder (eds.), *Biogeography of Mesoamerica*. The E.O. Painter Printing, Florida, pp. 139-146.
Llorente-Bousquets, J., A.N. García-Aldrete y E. González-Soriano (eds.). 1996. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I. UNAM, México.
Llorente-Bousquets, J., E. González-Soriano y N. Papavero (eds.). 2000. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II. UNAM, México.
Llorente-Bousquets, J., y J.J. Morrone (eds.) 2001. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
Llorente-Bousquets, J., y J.J. Morrone (eds.). 2002. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México*, vol. III. UNAM, México.
Llorente-Bousquets, J., y J.J. Morrone (eds.). 2005. *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines* (Primeras Jornadas Biogeográficas RIBES). Facultad de Ciencias, UNAM, México.
Llorente-Bousquets, J., J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas (eds.). 2004. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV. Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México.
Lobo, J.M., y G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): A comparative study. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **93**:115-126.
MacVean, C., y J.C. Schuster. 1981. Altitudinal distribution of passalid beetles (Coleoptera: Passalidae) and Pleistocene dispersal on the volcanic chain of northern Central America. *Biotropica* **13**:29-38.
Márquez, J., y J.J. Morrone. 2003. Análisis panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zool. Mex.* (n.s.) **90**:15-25.
Marshall, C.J., y J.K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. *J. Biogeogr.* **27**:203-216.
Martín-Piera, F., y J.M. Lobo. 1993. Altitudinal distribution patterns of copronephage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, Mexico. *Coleopts. Bull.* **47**:321-334.
Mateos, M. 2005. Comparative phylogeography of livebearing fishes in the genera *Poeciliopsis* and *Poecilia* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes) in central Mexico. *J. Biogeogr.* **32**:775-780.
Morón, M.A. 1981. Descripción de dos nuevas especies de *Plusiotis* Burm. y discusión de algunos aspectos zoogeográficos del grupo de especies *costata* (Coleoptera: Melolonthidae). *Folia Entomol. Mex.* **49**:49-69.
Morón, M.A. 1983. A revision of the subtribe Heterosternina (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Folia Entomol. Mex.* **55**:31-101.
Morón, M.A. 1986. *El género* Phyllophaga *en México: Morfología, distribución sistemática supraespecífica (Coleoptera).* Instituto de Ecología, A.C., México.
Morón, M.A. 1987. Adiciones a los Heterosternina (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Folia Entomol. Mex.* **73**:69-87.
Morón, M.A. 1991. Estudio biogeográfico-ecológico preliminar del género *Plusiotis* Burmeister (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Giorn. It. Ent.* **5**:309-323.
Morón, M.A. 1992. Análisis biogeográfico preliminar del género *Plusiotis* Burmeister (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae, en S.P. Darwin y A.L. Welden (eds.), *Biogeography of Mesoamerica: Proceedings of a Symposium*. Tulane University, Nueva Orleans, pp. 235-242.
Morrone, J.J. 2004a. *Homología biogeográfica: Las coordenadas espaciales de la vida*. Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, UNAM, México.
Morrone, J.J. 2004b. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Rev. Bras. Ent.* **48**:149-162.
Morrone, J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Rev. Mex. Biodiv.* **76**:207-252.
Morrone, J.J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annu. Rev. Entomol.* **51**:467-494.
Morrone, J.J. y A. Gutiérrez. 2005. Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican Transition Zone? *J. Biogeogr.* **32**:1315-1325.
Morrone, J.J., y J. Llorente-Bousquets (eds.). 2003. *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Morrone, J.J., y J. Llorente-Bousquets (eds.). 2006. *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana.* Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Morrone, J.J., y J. Márquez. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalised tracks, and biogeographical homology. *J. Biogeogr.* **28**:635-650.

Morrone, J.J., y J. Márquez. 2003. Aproximación a un atlas biogeográfico mexicano: componentes bióticos principales y provincias biogeográficas, en J.J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp. 217-220.

Ochoa, L., B. Cruz, G. García, y A. Luis-Martínez. 2003. Contribución al atlas panbiogeográfico de México: los géneros *Adelpha* y *Hamadryas* (Nymphalidae), y *Dismorphia, Enantia, Leinix* y *Pseudopieris* (Pieridae) (Papilionoidea; Lepidoptera). *Folia Entomol. Mex.* **42**:65-77.

Ortega, J., y H.T. Arita. 1998. Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distributions of bats. *J. Mammal.* **79**:772-781.

Ortega-Gutiérrez, F., R.L. Sedlock y R.C. Speed. 2000. Evolución tectónica de México durante el Fanerozoico, en J. Llorente-Bousquets, E. González-Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II. UNAM, México, pp. 3-59.

Peck, S.B., y R.S. Anderson. 1985. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). *Quaest. Entomol.* **21**:247-317.

Quintero, G., y P. Reyes-Castillo. 1983. Monografía del género *Oileus* Kaup (Coeloptera: Passalidae). *Folia Entomol. Mex.* **54**:1-50.

Ramírez-Pulido, J., y A. Castro-Campillo. 1992. Regionalización mastofaunística de México. *Atlas Nacional de México*, Instituto de Geografía, UNAM, México.

Reig, O. 1962. Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana* **2**:131-140.

Reig, O. 1968. Peuplement en vertébrés tétrapodes de l'Amérique du Sud, en *Biologie de l'Amérique australe* 4, Centre National de la Recherche Scientifique, París, pp. 215-260.

Reyes-Castillo, P. 1978. Revisión monográfica del género *Spurius* Kaup (Coleoptera: Passalidae). *Studia Entomol.* **20**:269-290.

Reyes-Castillo, P., y G. Halffter. 1978. Análisis de la distribución geográfica de la tribu Proculini (Coleoptera: Passalidae). *Folia Entomol. Mex.* **39-40**:222-226.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.

Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico. Origins and distribution.* Oxford University Press, Nueva York, pp. 129-144.

Rzedowski, J. 2005. México como área de origen y diversificación de linajes vegetales, en J. Llorente y J.J. Morrone (eds.). *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines* (Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática). CONABIO-Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp. 375-382.

Sarukhán, J. 1968. *Análisis sinecológico de las selvas de* Terminalia amazonia *en la planicie costera del Golfo de México.* Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo.

Savage, J.M. 1966. The origins and history of the Central America herpetofauna. *Copeia* **4**:719-766.

Savage, J.M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersal or vicariance? *Ann. Missouri Bot. Gard.* **69**:464-547.

Schuster, J.C. 1992. Biotic areas and the distribution of Passalid beetles (Coeloptera) in Northern Central America: Post-Pleistocene montane refuges, en S.P. Darwin y A.L. Welden (eds.), *Biogeography of Mesoamerica.* The Tinker Foundation, Tulane, pp. 285-292.

Schuster, J.C., y P. Reyes-Castillo. 1990. Coleoptera, Passalidae: *Ogypes* Kaup, revisión de un género mesoamericano de montaña. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) **40**:1-49.

Sclater, P.L. 1858. On the general geographic distribution of the members of the class Aves. *J. Linn. Soc. Zool.* **2**:130-145.

Sullivan, J., J.A. Markert y C.W. Kilpatrick. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Syst. Biol.* **46**:426-440.

Toledo, V. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico, en G.T. Prance (ed.), *Biological diversification in the tropics.* Columbia University Press, Nueva York, pp. 93-111.

Wallace, A.R. 1876. *The geographical distribution of animals.* McMillan, Londres.

Whitehead, D.R., y G.E. Ball. 1997. The Middle American genus *Onypterygia* Dejean (Insecta: Coleoptera: Carabidae: Platynini): A taxonomic revision of the species, with notes about their way of life and geographical distribution. *Ann. Carnegie Mus.* **66**:289-409.

Wuster, W., J.E. Ferguson, J.A. Quijada-Mascarenas, C.E. Pool, M.D. Salomao y R.S. Thorpe. 2005. Tracing an invasion: Land bridges, refugia, and the phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Mol. Ecol.* **14**:1095-1108.

Zunino, M. 1984. Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino* **2**:9-162.

Zunino, M., y G. Halffter. 1988. *Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de* Onthophagus *(Coleoptera: Scarabaeidae).* Monografía IX: 1-211. Museo Regionale di Science Naturali, Turín.

Zunino, M., y A. Zullini. 2003. *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución.* Fondo de Cultura Económica, México.

3 Los ecosistemas terrestres

AUTORES RESPONSABLES: Antony Challenger • Jorge Soberón
REVISORES: Patricia Koleff • José Sarukhán

Contenido

Apéndices

Challenger, A., y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad.* Conabio, México, pp. 87-108.

Resumen

La diversidad biológica terrestre de México comprende una gran variedad de paisajes y de comunidades vegetales que cubren el territorio del país. Se han propuesto muy diversas clasificaciones para regionalizar el territorio, que varían con la escala, los criterios y enfoques. En este capítulo se describen dos de ellas, basadas en los principales tipos de vegetación y en las ecorregiones terrestres de México.

La más reciente clasificación de los tipos de vegetación contiene cartografía digital 1 : 250 000 y reconoce 50 tipos (INEGI 2005a). En este capítulo agrupamos las comunidades vegetales en siete grandes tipos de vegetación: los bosques tropicales perennifolios (selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias del trópico húmedo); los bosques tropicales caducifolios (selvas bajas y medianas caducifolias y subcaducifolias y las selvas espinosas); los bosques mesófilos de montaña (comunidades de gran diversidad en su estructura y composición, que comparten ambientes templados muy húmedos); los bosques templados de coníferas y latifoliadas (bosques de pino, oyamel, ayarín, cedro, táscate, de encinos y mixtos de pino y encino, en distintas proporciones); los matorrales xerófilos (diversas comunidades vegetales dominantes en los climas áridos y semiáridos, *i.e.* matorrales rosetófilos, desérticos, crasicaules, submontano y subropical, mezquitales y vegetación gipsófila y halófila); los pastizales (pastizal natural, pradera de alta montaña, sabana y pastizales gipsófilos y halófilos), y los humedales (manglar, bosque y selva de galería, dunas costeras, vegetación de petén, popal y tular). Se describen a grandes rasgos estos tipos de vegetación en términos de su fisonomía, estructura y distribución.

En síntesis, la vegetación en estado relativamente bien conservado (vegetación primaria) actualmente es de 95.82 millones de hectáreas, mientras que la que se encuentra en diversos estados secundarios suma 42.15 millones hectáreas; el resto del país corresponde a conglomerados urbanos de diverso tamaño, zonas de agricultura, cuerpos de agua o terrenos sin vegetación aparente.

Por otra parte, recientemente se ha reconocido a las ecorregiones como áreas que contienen un conjunto geográficamente distintivo de comunidades naturales que comparten la gran mayoría de sus especies y dinámicas ecológicas así como condiciones ambientales similares. Dichas ecorregiones han permitido integrar extensas regiones en grandes escalas para Norteamérica, en un sistema jerárquicamente anidado, hasta llegar, en el caso de México, a un nivel IV (escala 1 : 1 000 000), para el que se reconocen 97 ecorregiones terrestres, sin incluir las de islas (INEGI-CONABIO-INE 2007).

Se concluye que es necesario aumentar la resolución de las clasificaciones basadas en imágenes de percepción remota con verificaciones de campo para lograr pasar de una clasificación ecorregional al nivel de asociaciones que abarquen todo el país, lo cual plantea retos tecnológicos, organizacionales y financieros que implican la realización de esfuerzos a escalas estatal y municipal.

3.1 Introducción

La diversidad biológica de México ha sido ampliamente reconocida, particularmente por el número de especies de vertebrados y plantas que habitan su territorio (*i.e.* Rzedowski 1978, 1998; Flores-Villela y Gerez 1994; Mittermeier *et al.* 1997; Ceballos *et al.* 2002), razón por la que se distingue como país megadiverso. Esta riqueza y complejidad se presentan también en los espacios geográfico y ecológico en que habitan estas especies, espacios en los que han evolucionado numerosos taxones. Uno de los determinantes principales de esta alta diversidad es el hecho de que en este territorio confluyen dos grandes regiones biogeográficas —la Neártica y la Neotropical (véanse los capítulos 1 y 2 de este volumen)— y también porque, por su extensión latitudinal y longitudinal y su muy diversa orografía, se presentan prácticamente todos los climas del planeta.

Sin duda, en lo referente a los ecosistemas, México es también megadiverso. Existen diversos criterios e indicadores para caracterizar este nivel de organización de la biodiversidad (p. ej. Cervantes-Zamora *et al.* 1990; CONABIO 1997). Uno de los más empleados es el reconocimiento de comunidades vegetales, también referido en forma más amplia como tipos de vegetación, que se definen utilizando criterios primordialmente fisonómicos y estructurales[1] de la comunidad, los cuales están determinados por factores climatológicos, geológicos y edafológicos (Miranda y Hernández X. 1963; Rzedowski 1978).

Recientemente se ha utilizado una categorización ecorregional, que consiste en definir áreas que contienen un conjunto geográficamente distintivo de comunidades naturales que comparten la gran mayoría de sus especies y dinámicas ecológicas, así como condiciones ambientales similares, e interactúan ecológicamente de manera determinante para su subsistencia a largo plazo (Olson *et al.* 2001; CCA 2005).

En este capítulo se describen los principales tipos de vegetación y las ecorregiones terrestres de México.

3.2 Los tipos de vegetación

La vegetación terrestre de México, así como sus estados serales de sucesión secundaria, han sido descritos y clasificados por diversos autores (Miranda 1957, 1964; Sarukhán 1964; Miranda y Hernández X. 1963; Pennington y Sarukhán 1968; Flores *et al.* 1971; Puig 1976; Rzedowski 1978; Breedlove 1981; González Medrano 2003; INEGI 1997, 2000, 2003, 2005a). De todos ellos, los sistemas de clasificación más utilizados y citados, principalmente por las instituciones académicas, han sido el de Miranda y Hernández X. (1963), que describe 32 comunidades vegetales, y el de Rzedowski (1978) con 10 tipos de vegetación principales, cada uno de los cuales abarca varias comunidades vegetales: bosque tropical perennifolio, bosque tropical subcaducifolio, bosque tropical caducifolio, bosque espinoso, pastizal, matorral xerófilo, bosque de *Quercus*, bosque de coníferas, bosque mesófilo de montaña y vegetación acuática y subacuática (incluye diversas comunidades que no comparten características fisonómicas, sino el hecho de estar ligadas al medio acuático); además, reconoce una categoría adicional que denomina "otros tipos de vegetación", en la cual agrupa comunidades muy diversas que no encuentran buen acomodo en los diez principales tipos de vegetación que describe, tales como los palmares, el bosque de *Byrsonima, Curatella* y *Crescentia*, el bosque de *Alnus*, la vegetación halófila y las principales comunidades vegetales de la Isla Socorro.

Por otra parte, por la facilidad de su uso digital, el sistema de clasificación más utilizado actualmente por la academia y las instituciones gubernamentales es el del INEGI, con 50 tipos de vegetación.

De todos estos sistemas de clasificación, el que se encuentra más desagregado y ofrece mayor detalle es el del INEGI (aunque en algunos casos la clasificación de Miranda y Hernández X. resulta más desagregada; por ejemplo, en cuanto a subtipos del bosque mesófilo de montaña). Además, a diferencia de los otros sistemas de clasificación, el del INEGI es dinámico debido a que se modifica por el trabajo de validación de campo y en la medida que los usuarios proveen información sobre cómo puede mejorarse. La clasificación del INEGI ha sido restructurada recientemente (INEGI 2005a) para hacerla comparable con la de Rzedowski (1978), de manera que resulte más atractiva y útil para los académicos y comparable con diversos estudios (cuadro 3.1). Una descripción detallada de la composición, estructura, fenología y distribución de todos los tipos de vegetación tropical, incluyendo sabanas, manglares y palmares puede encontrarse en Pennington y Sarukhán (1998). En este capítulo se agrupan en siete categorías las comunidades vegetales de México, las cuales se describen a continuación en los siguientes términos (véanse Figs. 3.1 y 3.2):

3.2.1 Bosques tropicales perennifolios

En esta categoría se incluye a las selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias del trópico húmedo, las cuales se encuentran de manera casi exclusiva en la vertiente del Atlántico (las planicies del Golfo de México —salvo una región dominada por selvas secas en el centro de Veracruz—, el sur y este de la Península de Yucatán y el este de Chiapas), aunque hay una extensión importante a lo largo de la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre de Chiapas, así como áreas de menor tamaño en las faldas bajas de la Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Guerrero. Las precipitaciones pluviales de las zonas en las que se encuentran estas selvas generalmente es superior a 2 000 mm anuales, con hasta 3 a 4 meses con menos de 60 mm en promedio, aunque pueden estar en áreas con precipitaciones de entre 1 600 y 1 800 mm, con una distribución anual de la lluvia más homogénea. La temperatura promedio oscila de 5 a 7 °C entre el mes más frío y el más cálido del año, y ningún mes tiene temperatura promedio menor de 18 °C.

La vegetación de las selvas perennifolias es fundamentalmente de afinidad neotropical —estimada al nivel de género en 75% en el caso de las selvas subhúmedas y 99% en el caso de las selvas húmedas—, y los elementos endémicos en los ambientes de mayor humedad pueden llegar a ser muy escasos (quizá solo 5% al nivel de especie) en el caso de las selvas húmedas (Rzedowski 1998).

No obstante, es importante señalar que las definiciones de lo que constituye un elemento florístico neotropical y lo que constituye un elemento endémico empiezan a borrarse al considerar y reconocer los elementos neárticos de la flora de las Américas, así como el hecho de que —de acuerdo con estudios paleobotánicos recientes— muchos linajes considerados convencionalmente como de origen neotropical parecen haber tenido ancestros muy antiguos cuya distribución natural incluía a Norteamérica y México, en tiempos geológicos muy anteriores a la evolución de sus descendientes modernos en América del Sur que, a la postre, colonizaron México durante los

Cuadro 3.1 Tipos de vegetación descritos en este capítulo y su equivalencia aproximada con otros sistemas de clasificación (véase Rzedowski 1978)

Agrupación usada en este capítulo	Rzedowski (1978)	Miranda y Hernández X. (1963)	INEGI (2005b)
Bosques tropicales perennifolios	Bosque tropical perennifolio	Selva alta perennifolia, selva alta o mediana subperennifolia	Selva alta perennifolia, selva alta subperennifolia, selva mediana perennifolia, selva mediana subperennifolia, selva baja perennifolia
Bosques tropicales caducifolios	Bosque tropical subcaducifolio, bosque tropical caducifolio, bosque espinoso	Selva alta o mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia, selva baja subperennifolia (en parte), selva baja espinosa perennifolia, selva baja espinosa caducifolia	Selva mediana subcaducifolia, selva mediana caducifolia, selva baja subcaducifolia, selva baja caducifolia, selva baja espinosa subperennifolia, selva baja espinosa caducifolia
Bosques mesófilos de montaña	Bosque mesófilo de montaña	Selva mediana o baja perennifolia, bosque caducifolio (en parte)	Bosque mesófilo de montaña
Bosques templados de coníferas y latifoliadas	Bosque de *Quercus*, bosque de coníferas	Bosque de enebros, pinares, encinares, bosque de abetos	Bosque de pino, bosque de encino, bosque de pino-encino, bosque de encino-pino, bosque de oyamel, bosque de táscate, bosque de cedro, bosque de ayarín, matorral de coníferas
Matorrales xerófilos	Matorral xerófilo	Matorral espinoso con espinas laterales, cardonales, tetecheras, etc., izotales, nopaleras, matorral espinoso con espinas terminales, matorral inerme parvifolio, magueyales, lechuguillales, guapillales, etc., chaparrales, vegetación de desiertos áridos arenosos	Matorral crasicaule, matorral sarcocaule, matorral espinoso tamaulipeco, matorral desértico rosetófilo, matorral desértico micrófilo, matorral subtropical, chaparral, matorral submontano, matorral rosetófilo costero, matorral sarco-crasicaule de neblina, vegetación halófila, mezquital, vegetación gipsófila, vegetación de desiertos arenosos
Pastizales	Pastizal	Pastizales, zacatonales, vegetación de páramos de altura, sabanas	Pastizal natural, pastizal halófilo, pradera de alta montaña, sabana
Humedales	Vegetación acuática y subacuática	Manglar, popal, tulares, carrizales, etc., bosque caducifolio (en parte)	Manglar, bosque de galería, selva de galería, vegetación de galería, tular, vegetación de petén

Nota: originalmente Miranda y Hernández X. (1963) incluyeron en los bosques el bosque caducifolio, aquí considerado en parte en los bosques mesófilos de montaña y los humedales. No se incluye el palmar natural en los bosques tropicales perennifolios como propone INEGI (2005a).

últimos 3.5 millones de años aproximadamente —algo reciente en términos geológicos— (Lavin y Luckow 1993; Wendt 1993; Challenger 1998; Ramírez y Cevallos-Ferriz 2000; Cevallos-Ferriz y Ramírez 1998). En este contexto, el componente propiamente endémico de la flora del trópico mexicano, en el sentido de la presencia en el registro fósil de elementos ancestrales de la flora moderna, podría ser más importante de lo que hasta ahora se ha reconocido en la literatura botánica (Cevallos-Ferriz y Ramírez 1998).

La distribución original[2] de estas selvas abarcaba aproximadamente 9.1% del territorio nacional (17.82 millones de hectáreas)(INEGI 2003), que se ha reducido a 4.82% (3.16 millones de hectáreas en condición primaria y 6.31 millones en condición secundaria) (INEGI 2005a, véase el cuadro 3.2). Estas comunidades contribuyen en conjunto con más de 5 000 especies (17% de la flora de México), estimada en alrededor de 30 000 especies (Villaseñor 2004).

Las selvas húmedas tienen los más elevados valores de riqueza de especies que cualquier otro ecosistema terrestre. En particular, la selva alta perennifolia representa el tipo de vegetación mejor desarrollado, el más exuberante y rico en especies, típicamente con varios cientos de especies de plantas por hectárea (además de una gran diversidad de fauna). A pesar de la elevada riqueza de especies, no existe una alta variación en la composición de especies entre sitios (es decir, su diversidad β es relativamente baja; véase el capítulo 12 de este volumen).

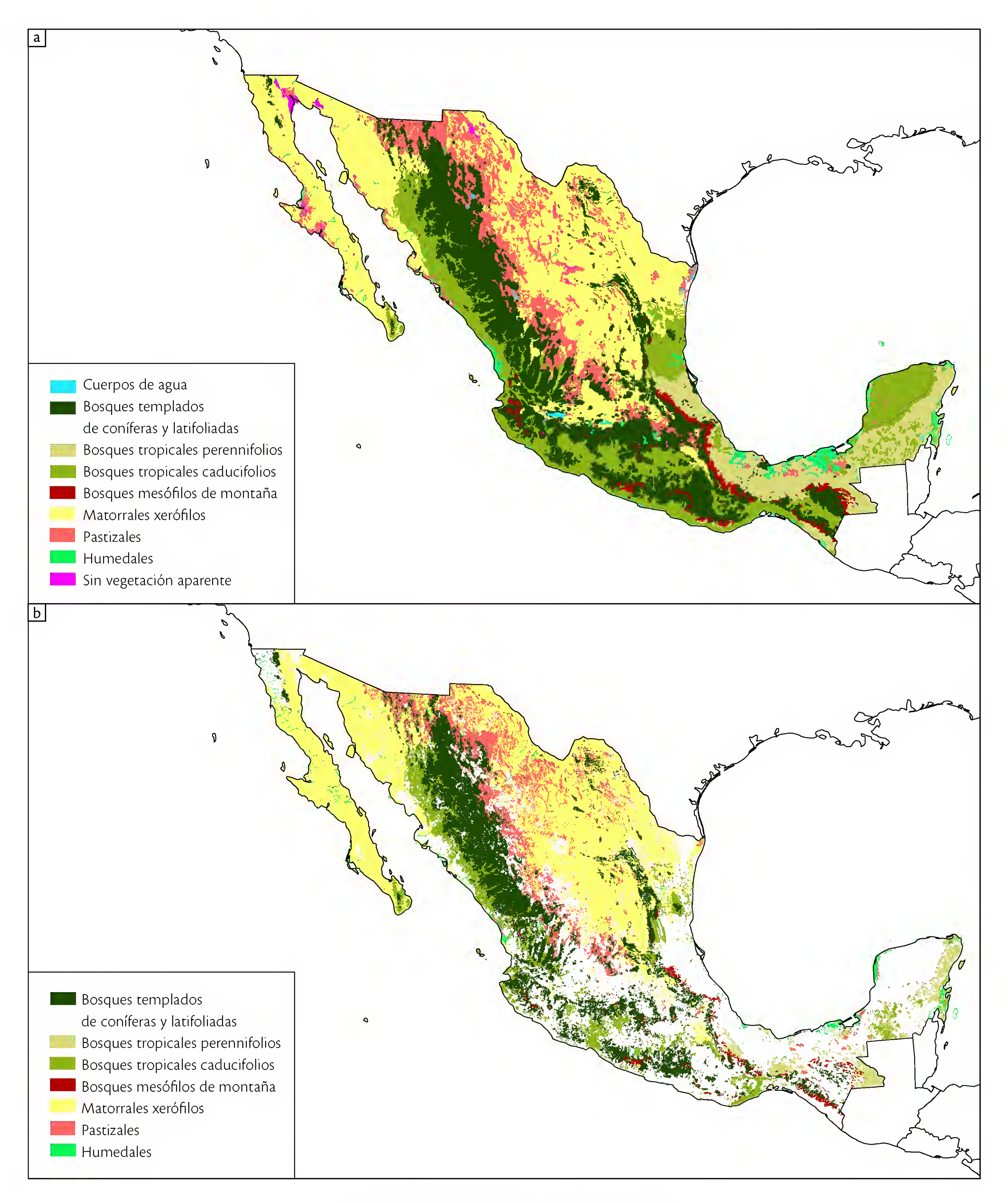


Figura 3.1 [*Esta página y las dos siguientes.*]
Agrupaciones de vegetación como se exponen en este capítulo, ***(a)***; la vegetación primaria (INEGI 2003) y, de acuerdo con INEGI (2005a), la cobertura de vegetación que permanece en condición primaria ***(b)***; secundaria ***(c)***; sin clasificar (no disponible) ***(d)***, y uso de suelo y vegetación ***(e)*** (véanse detalles en el texto).

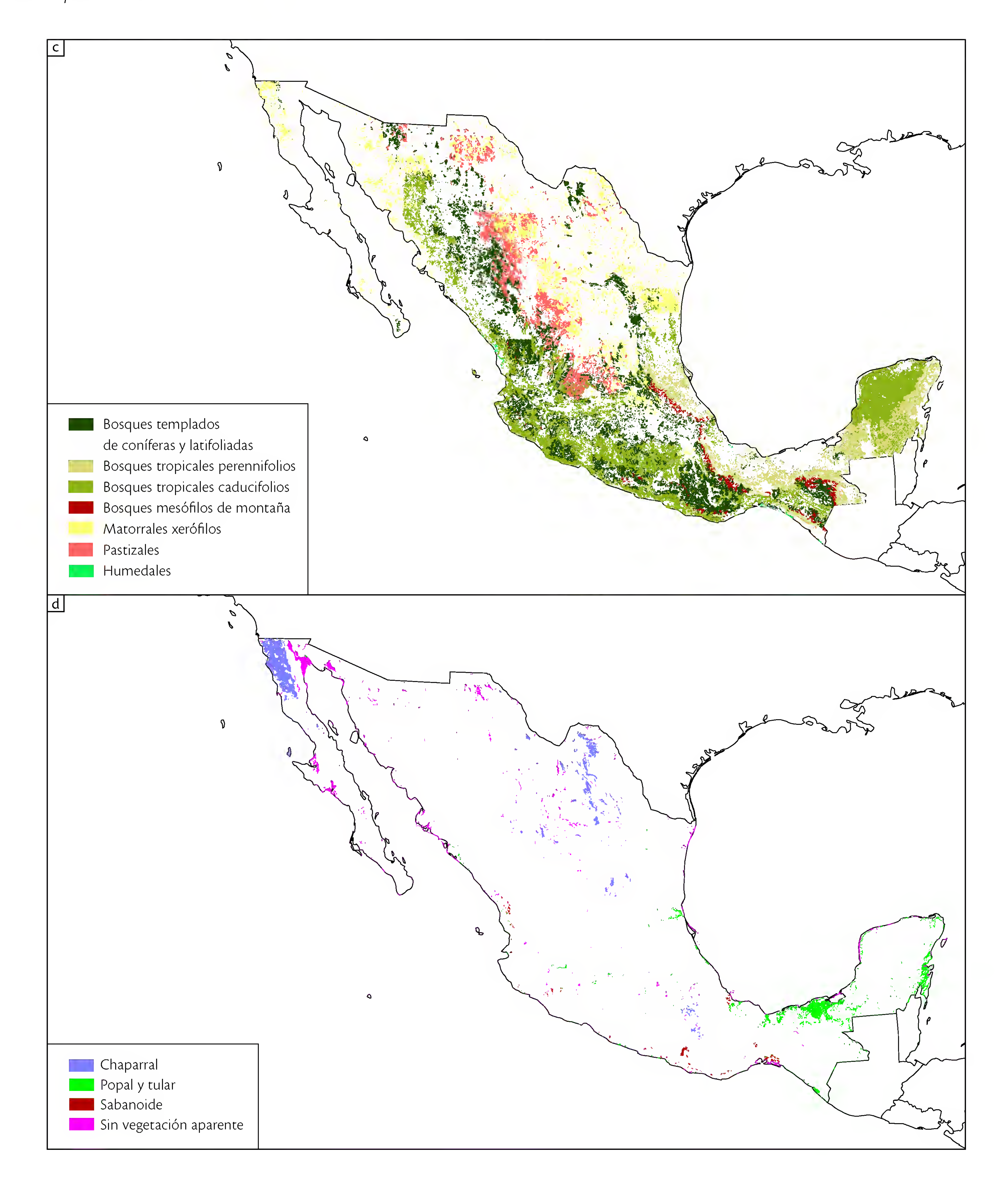


Figura 3.1 [*continúa*].

e

Zona agrícola, pecuaria, forestal
Vegetación inducida
Asentamientos humanos

Figura 3.1 [*concluye*].

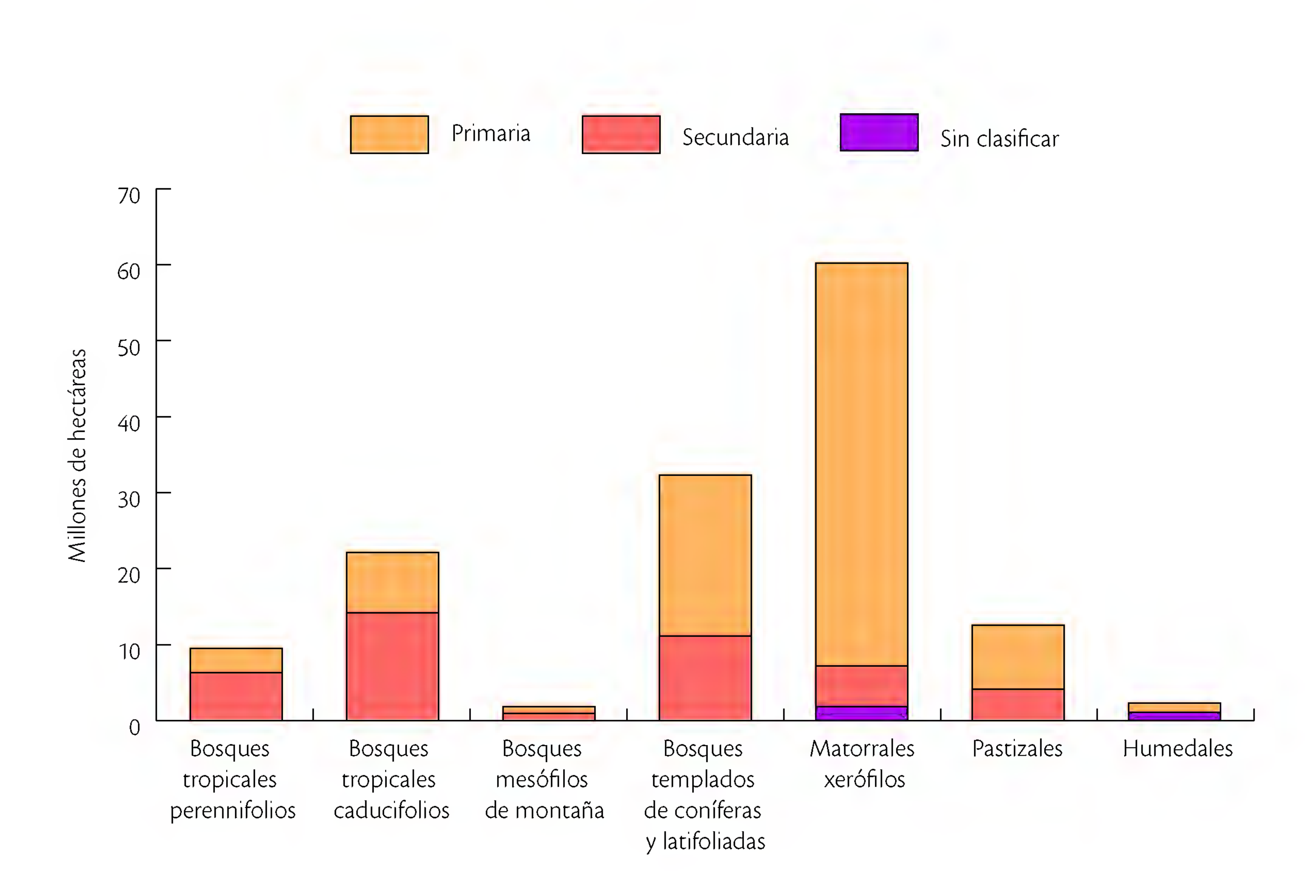


Figura 3.2 Proporción de los tipos de vegetación agrupados, en condición primaria, secundaria y sin clasificar, de acuerdo con INEGI (2005b). No se incluyen los palmares naturales ni la vegetación inducida ni las áreas sin vegetación aparente.

Cuadro 3.2 Superficie que ocupan los tipos de vegetación

Tipos de vegetación agrupados	Tipo de vegetación INEGI (2005a)	Millones de hectáreas	Porcentaje de la superficie del país
	Primaria		
Bosques tropicales perennifolios	Selva alta perennifolia	1.4184	0.72210
	Selva alta subperennifolia	0.0608	0.03098
	Selva baja perennifolia	0.0424	0.02158
	Selva mediana perennifolia	0.0003	0.00014
	Selva mediana subperennifolia	1.6298	0.82918
	Palmar natural	0.0115	0.00586
Bosques tropicales caducifolios	Selva baja caducifolia	6.6492	3.38491
	Selva baja espinosa caducifolia	0.2434	0.12393
	Selva baja espinosa subperennifolia	0.4383	0.22315
	Selva baja subcaducifolia	0.0407	0.02075
	Selva mediana caducifolia	0.1384	0.07044
	Selva mediana subcaducifolia	0.4193	0.21344
Bosques mesófilos de montaña	Bosque mesófilo de montaña	0.8695	0.44262
Bosques templados de coníferas y latifoliados	Bosque de ayarín	0.0264	0.01343
	Bosque de cedro	0.0023	0.00118
	Bosque de encino	6.8793	3.50203
	Bosque de encino-pino	3.0484	1.55184
	Bosque de oyamel	0.1254	0.06383
	Bosque de pino	5.2198	2.65725
	Bosque de pino-encino	5.7332	2.91859
	Bosque de táscate	0.1589	0.08089
	Matorral de coníferas	0.0006	0.00033
Matorrales xerófilos	Matorral crasicaule	1.2054	0.61361
	Matorral desértico micrófilo	19.5962	9.97579
	Matorral desértico rosetófilo	10.2146	5.19993
	Matorral espinoso tamaulipeco	2.5569	1.30164
	Matorral rosetófilo costero	0.4509	0.22954
	Matorral sarco-crasicaule	2.3005	1.17111
	Matorral sarco-crasicaule de neblina	0.5657	0.28801
	Matorral sarcocaule	5.2154	2.65499
	Matorral submontano	2.3895	1.21642
	Matorral subtropical	1.0123	0.51535
	Mezquital	2.5164	1.28102
	Vegetación de desiertos arenosos	2.1656	1.10242
	Vegetación gipsófila	0.0460	0.02343
	Vegetación halófila	2.7828	1.41665
Pastizales	Pastizal gipsófilo	0.0452	0.02302
	Pastizal halófilo	1.8261	0.92965
	Pastizal natural	6.3245	3.21963

Cuadro 3.2 [*continúa*]

Tipos de vegetación agrupados	Tipo de vegetación INEGI (2005a)	Millones de hectáreas	Porcentaje de la superficie del país
Pastizales [*concluye*]	Pradera de alta montaña	0.0166	0.00844
	Sabana	0.2075	0.10565
Humedales	Bosque de galería	0.0207	0.01057
	Manglar	0.08591	0.43739
	Selva de galería	0.00378	0.00192
	Vegetación de dunas costeras	0.1555	0.07915
	Vegetación de galería	0.1380	0.07026
	Vegetación de petén	0.0410	0.02085
Secundaria			
Bosques tropicales perennifolios	Selva alta perennifolia	2.0223	1.02949
	Selva alta subperennifolia	0.1000	0.05091
	Selva baja perennifolia	0.0044	0.00223
	Selva baja subperennifolia	0.0114	0.00583
	Selva mediana perennifolia	0.0003	0.00018
	Selva mediana subperennifolia	4.1762	2.12596
	Palmar natural	0.0022	0.00115
Bosques tropicales caducifolios	Selva baja caducifolia	7.8563	3.99942
	Selva baja espinosa caducifolia	0.5058	0.25750
	Selva baja espinosa subperennifolia	0.5858	0.29823
	Selva baja subcaducifolia	0.0299	0.01527
	Selva mediana caducifolia	0.9712	0.49442
	Selva mediana subcaducifolia	4.2416	2.15926
Bosques mesófilos de montaña	Bosque mesófilo de montaña	0.9556	0.48649
Bosques templados de coníferas y latifoliados	Bosque de ayarín	0.0136	0.00693
	Bosque de encino	4.3626	2.22089
	Bosque de encino-pino	1.2580	0.64040
	Bosque de oyamel	0.0169	0.00859
	Bosque de pino	2.2332	1.13684
	Bosque de pino-encino	3.0755	1.56566
	Bosque de táscate	0.1750	0.08908
	Matorral de coníferas	0.0003	0.00016
Matorrales xerófilos	Chaparral	0.2887	0.14697
	Matorral crasicaule	0.3547	0.18059
	Matorral desértico micrófilo	1.9793	1.00761
	Matorral desértico rosetófilo	0.3446	0.17542
	Matorral espinoso tamaulipeco	0.8567	0.43613
	Matorral rosetófilo costero	0.0241	0.01230
	Matorral sarco-crasicaule	0.0211	0.01074
	Matorral sarco-crasicaule de neblina	0.0032	0.00163
	Matorral sarcocaule	0.0981	0.04996

Cuadro 3.2 [*concluye*]

Tipos de vegetación agrupados	Tipo de vegetación INEGI (2005a)	Millones de hectáreas	Porcentaje de la superficie del país
Matorrales xerófilos [*concluye*]	Matorral submontano	0.4372	0.22258
	Matorral subtropical	0.3369	0.17153
	Mezquital	0.4237	0.21572
	Vegetación de desiertos arenosos	0.0015	0.00074
	Vegetación halófila	0.1883	0.09586
Pastizales	Pastizal gipsófilo	0.00008782	0.000044712
	Pastizal halófilo	0.1489	0.07581
	Pastizal natural	3.9745	2.02332
Humedales	Bosque de galería	0.0007	0.00037
	Manglar	0.0656	0.03339
	Selva de galería	0.0011	0.00059
	Vegetación de petén	0.0040	0.002055
	Sin clasificar		
Matorrales xerófilos	Chaparral	1.8084	0.92063
Pastizales	Sabanoide	0.1441	0.07335
Inducido	Bosque inducido	0.0048	0.00246
	Palmar inducido	0.1051	0.05350
	Pastizal inducido	6.3355	3.22520
Humedales	Popal	0.1317	0.06702
	Tular	0.9357	0.47635
Sin vegetación aparente	Sin vegetación aparente	0.9543	0.48583

Fuente: INEGI 2005a.

Todas las selvas son ecosistemas dominados por árboles generalmente muy densos, con una abundancia de bejucos y epífitas. En las selvas altas perennifolias los árboles del estrato superior miden más de 30 m de alto y con cierta frecuencia alcanzan los 65 o 75 m (como en el caso de *Guatteria anomala*, *Swietenia macrophylla* y *Terminalia amazonia* [Pennington y Sarukhán 1968]) con troncos de diámetros de 65 a 75 cm, aunque con frecuencia hay individuos con diámetros de 2 o 3 m (como en el caso de *S. macrophylla* y *T. amazonia*), con fustes muy largos y limpios con ramas situadas por lo común en el extremo superior del tronco y copas redondeadas o ampliamente piramidales. Son muy frecuentes los contrafuertes (raíces tabulares) bien desarrollados y amplios. La selva mediana o baja perennifolia es una selva muy densa que no suele exceder los 25 (mediana) o 15 m (baja) de alto, con una notable abundancia de líquenes, musgos y helechos, algunos de ellos arbóreos tanto en sustratos terrestres como sobre los árboles de la comunidad; mientras que la selva alta o mediana subperennifolia es común que pueda igualar en altura media a la selva alta perennifolia, pero la naturaleza rocosa y la gran inclinación de los terrenos donde se encuentra impide el desarrollo de árboles gigantescos; además, es frecuente la presencia de una mayor cantidad de palmas en el estrato inferior y la pérdida de follaje de casi una cuarta parte de sus elementos arbóreos en la temporada seca (Pennington y Sarukhán 2005).

El INEGI (2005a) reconoce cinco tipos de selvas húmedas y los clasifica de acuerdo con varios criterios de corte fenológico (persistencia del follaje), y con la altura promedio de la vegetación. De esta manera, las selvas húmedas incluyen la selva alta perennifolia (predominante en la región lacandona), la selva alta subperennifolia, la selva mediana perennifolia (típica del sur de la Península de Yucatán) y la selva mediana subperennifolia. La selva baja perennifolia se desarrolla en sitios de inundación permanente dentro de las zonas selváticas, asociada en

ocasiones con zonas de manglar, y distribuida en la llanura costera del sur de Veracruz y Tabasco, la Península de Yucatán y la Sierra del Soconusco, Chiapas.

A diferencia del INEGI (2005a), no se incluye aquí a las comunidades de palmar natural, que tienen una fisonomía muy diferente a la descrita para las selvas.

3.2.2 Bosques tropicales caducifolios

Las selvas caducifolias se desarrollan en climas del trópico húmedo y subhúmedo en condiciones de anegación total del suelo en la temporada de lluvias, que se seca durante el estiaje, y constituyen el límite térmico e hídrico de los tipos de vegetación de las zonas cálido-húmedas (Pennington y Sarukhán 1998). Se encuentran a lo largo de la costa del Pacífico (hasta el sur de Sonora en su límite norte), a lo largo de las faldas bajas y los cañones de la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre Occidental, en las planicies, llanuras y otras zonas bajas e inundables de la Península de Yucatán y el sur de Veracruz y Tabasco. Se presentan en zonas con promedios de temperaturas anuales superiores a 20 °C y precipitaciones anuales de 1 200 mm como máximo, aunque usualmente son del orden de los 800 mm, con una temporada seca que puede durar hasta 7 u 8 meses. Las selvas de este tipo incluyen los llamados tintales (dominados por *Haematoxylon campechianum*), bucidales (dominados por *Bucida spinosa*) y pucteales (dominados por *Bucida buceras*), entre otras comunidades (INEGI 2006; Olmstead y García 1997); por otro lado, las selvas espinosas se desarrollan en condiciones más secas que las correspondientes al bosque tropical caducifolio, pero a su vez más húmedas que las propias de los matorrales xerófilos y, a diferencia del bosque tropical caducifolio, que se restringe a cerros o laderas con suelos someros, el bosque espinoso es frecuente en suelos profundos (Rzedowski 1978; INEGI 2006).

Respecto a su flora, las selvas bajas caducifolias tienen un componente endémico muy importante (estimado en 25% al nivel de género y en 40% al de especie; Rzedowski 1998).

La distribución potencial de las selvas secas abarcaba aproximadamente 33.51 millones de hectáreas del territorio nacional (INEGI 2003), y actualmente ocupan 11.26% de la superficie (7.93 millones de hectáreas en condición primaria y 14.19 millones en condición secundaria). En conjunto contribuyen con unas 6 000 especies, 20% de la flora de México (Rzedowski 1998).

Todas las selvas secas son ecosistemas de muy variada estructura, dominados por árboles de altura que usualmente no rebasa los 4 a 10 m (en muy raras ocasiones hasta 15 m), con copas poco densas y muy abiertas, que pierden sus hojas durante un periodo de cinco a siete meses, con un tremendo contraste en la fisonomía de la vegetación entre la temporada seca y la lluviosa (Pennington y Sarukhán 2005). En algunos casos integran un número importante de formas de vida suculentas (entre las que destacan *Cephalocereus gaumeri*, *Stenocereus griseus* y *Pachycereus gaumeri*). Estas selvas incluyen la selva baja caducifolia (que domina la vegetación de la costa del Pacífico, así como la Cuenca del Balsas), la selva baja subcaducifolia, la selva mediana caducifolia y la selva mediana subcaducifolia (estas dos últimas típicas del centro-norte de la Península de Yucatán). Usualmente, también se agrupa con las selvas secas al matorral subtropical, debido a sus afinidades florísticas y a la predominancia de árboles de baja estatura. Las distintas variedades de selva espinosa (que se distingue porque abundan las especies espinosas, como cactáceas candelabriformes asociadas) son en realidad más difíciles de agrupar utilizando criterios climáticos o afinidades ecológicas, aunque así se ha hecho en el pasado (*sensu* Rzedowski 1978). Las comunidades son más o menos caducifolias, aun cuando la constituida por *Pithecellobium dulce* es siempre verde; en los mezquitales (*Prosopis* spp.) y algunas otras asociaciones el periodo de la pérdida de follaje es muy corto (dura solo unas semanas). La dominancia de esta comunidad está dada a menudo por una o dos especies, en las que las trepadoras son muy escasas, y en cambio las epífitas de tipo xerófilo de porte pequeño, como las del género *Tillandsia*, pueden en ocasiones cubrir densamente las ramas de los árboles (Rzedowski 1978).

Los bosques tropicales caducifolios también pueden alcanzar una riqueza de especies relativamente alta (aunque menor a la de los bosques tropicales perennifolios), y la composición de especies es muy diferente entre sitios y regiones, es decir tienen una elevada diversidad β (Challenger 1998; Trejo 2005).

3.2.3 Bosques mesófilos de montaña

En México este bosque constituye el límite altitudinal superior —y por lo tanto térmico— de la vegetación de las zonas más bajas, cálido-húmedas. Se trata de un conjunto de comunidades de gran diversidad en su estructura y composición, que comparten ambientes templados muy húmedos (y pueden estar presentes en algunos sitios tropicales), tanto en términos de la precipitación

media anual, como en términos de la persistencia de la humedad atmosférica muy alta, durante casi todo el año (Rzedowski 1978). Son comunidades vegetales que se desarrollan en las zonas montañosas en altitudes entre 800 y 2 200 metros, pero están mejor representadas a altitudes de entre 1 000 y 1 500 m, al barlovento de los macizos montañosos, donde se condensan las nubes y se forman neblinas, así como en barrancas y laderas muy húmedas y sombreadas, por lo que se encuentran protegidas de insolación durante la mayor parte del año. Por ello, son comunidades muy densas y umbrías, con abundantes epífitas, que incluyen generalmente una abundante cubierta de musgos en los troncos y ramas de los árboles de la vegetación primaria (Challenger 1998; INEGI 2005b). La mayoría de los árboles del bosque mesófilo *sensu* Rzedowski (1978) son perennifolios. Sin embargo existen importantes excepciones, como el llamado "bosque caducifolio" *sensu* Miranda y Hernández X. (1963), que se distribuye por lo general en terrenos escarpados a lo largo fundamentalmente de la Sierra Madre Oriental, la Sierra de Juárez y parte de la Sierra Norte de Chiapas, aunque tiene presencia de manera aislada en la Sierra Madre Occidental en Jalisco y en la Sierra Madre del Sur en Guerrero y Oaxaca, al igual que en la Sierra del Soconusco (veáse Pennington y Sarukhán 2005, pág. 53). Estas últimas son comunidades cuyo estrato arbóreo —que puede llegar a ser hasta de 30 m de alto— está compuesto por árboles de origen boreal (entre otras por *Carpinus caroliniana*, *Ulmus mexicana*, *Liquidambar macrophylla*, *Nyssa sylvatica* y *Fagus mexicana*), la mayoría de los cuales pierden las hojas en la época invernal. De manera notable, el sotobosque está constituido por árboles o arbustos de origen fundamentalmente tropical (62%, al nivel de género), lo que ha sido explicado por Sarukhán (1968) y Sousa (1968). Los helechos arborescentes y un número muy importante de plantas de origen tropical, entre ellas trepadoras y algunas palmas, son constituyentes típicos de este tipo de vegetación.

Respecto a su composición florística, 13% de los géneros de estas comunidades son endémicos, aunque incluye también un gran número de especies endémicas, tanto de flora como de fauna. Se ha calculado que la contribución relativa de los bosques mesófilos a la flora fanerogámica de México es de al menos 3 000 especies, lo que constituye 9% de la flora nacional (Rzedowski 1998), de al menos 650 géneros (Rzedowski 1996). Dado que el bosque mesófilo de montaña se encuentra circunscrito a una superficie que ocupaba 3.09 millones de hectáreas (INEGI 2003) y que actualmente se ha reducido a la mitad (0.87 millones de hectáreas en condición primaria y 0.95 millones en condición secundaria, que equivalen respectivamente a 0.44% y 0.49% de la superficie del país, INEGI 2005a), este hecho le confiere la diversidad biológica más alta de todos los tipos de vegetación de México por unidad de superficie. Una de las razones que explica la diversidad de estos bosques es la distribución de "archipiélago" de los bosques mesófilos, es decir, que se encuentran de forma natural en "islas" separadas, no sólo en términos de distancia, sino también de altitud, lo que ha estimulado importantes procesos de diversificación y especiación *in situ*. Por otra parte, se han encontrado diferencias en la distribución de especies relacionada con el gradiente altitudinal. Esto es en especial notorio en el caso de los bosques mesófilos del norte de Oaxaca. El INEGI (2005a) solo reconoce el bosque mesófilo de montaña, pero hay una diversidad importante de subtipos, incluyendo los menos húmedos (el bosque de pino, encino y liquidámbar), los más húmedos (el bosque enano), los que tienen mayor abundancia de elementos tropicales (en la Sierra Madre de Chiapas, por ejemplo) y los mayoritariamente caducifolios (Challenger 1998, 2003).

3.2.4 Bosques templados de coníferas y latifoliadas

Los bosques de México se encuentran en su mayoría, aunque no exclusivamente, en las zonas montañosas a lo largo de la Sierra Madre Occidental (la zona de mayor concentración de ecosistemas boscosos del país), las sierras madre Oriental, del Sur y del Sur de Chiapas, el Eje Neovolcánico, la Sierra Norte de Oaxaca y los Altos de Chiapas, así como en distintas serranías y montañas aisladas en el Altiplano y entremezclados en las planicies tropicales. De manera general, estos bosques se subdividen entre los de clima templado subhúmedo, que predominan en extensión, y los de clima templado húmedo. Los primeros se dividen en bosques de coníferas (de pino, abeto u oyamel, ayarín, cedro y táscate), bosques de latifoliadas (en los cuales los encinos son dominantes) y bosques mixtos de pino y encino, en distintas proporciones. Los bosques de clima templado húmedo son casi exclusivamente bosques mesófilos de montaña, aunque algunos bosques de oyamel pueden encontrarse en estas condiciones. En conjunto, estos bosques ocupaban 43.96 millones de hectáreas (INEGI 2003) y actualmente ocupan 16.45% de la superficie (21.19 y 11.13 millones de hectáreas en condición primaria y secundaria, respectivamente; INEGI 2005a).

Los bosques de clima templado subhúmedo, en términos generales los bosques de encinos, se distribuyen en la parte media de las faldas de las montañas, en cuya parte alta están dominados por las coníferas, debido a su mayor tolerancia al frío. Asimismo, en las serranías de origen volcánico, con suelos ácidos (por ejemplo, en la porción septentrional de la Sierra Madre Oriental), nuevamente predominan los pinos, cuya evolución como taxón en México se considera estrechamente ligada a los procesos de vulcanismo en el pasado geológico, adaptado a la acidez de los suelos derivados de los flujos de lava y a los incendios provocados por las erupciones volcánicas (Rzedowski 1978; Cevallos-Ferriz y Ramírez 1998). De hecho, la evolución *in situ* de los géneros *Quercus* y *Pinus*, influida de manera importante por los procesos orográficos y de fluctuaciones climáticas en el pasado geológico, ha conducido a procesos de diversificación y especiación de tal magnitud en México, que el país es considerado el mayor centro de diversidad mundial de los pinos, con alrededor de 50% de las especies conocidas, y el centro de diversidad hemisférica para los encinos, con alrededor de 33% de las especies conocidas del mundo (Nixon 1993; Styles 1993; Challenger 2003; Koleff *et al.* 2004).

Los bosques de coníferas de México son comunidades de vegetación siempre verde. Entre sus distintos tipos, los bosques de oyamel, con comunidades vegetales densas y altas (hasta de 30 m), se distribuyen en las zonas de mayor humedad y frío, entre los 2 000 y 3 400 m de altitud. Se concentran en el Eje Neovolcánico y la Sierra Madre del Sur, donde forman masas forestales de gran tamaño, y de manera más aislada en otras serranías. Los bosques de ayarín o pinabete (dominados por árboles de los géneros *Picea* y *Pseudotsuga*) se encuentran en condiciones muy similares a las de los bosques de oyamel, pero son más comunes en el norte del país, sobre todo en la Sierra Madre Oriental, aunque también se encuentran en el Eje Neovolcánico, la Sierra Madre Occidental y algunos otros sitios restringidos. En los bosques de cedros, por su parte, si bien predomina el género *Cupressus*, este suele mezclarse con otros géneros (especialmente *Pinus*, *Quercus* y *Abies*); se desarrolla en microclimas más húmedos entre las grandes masas de bosques de pino, en las principales sierras del oeste y sur del país. También conocido a veces como cedro, pero más comúnmente como táscate o enebro, el género *Juniperus* forma bosques de corta estatura y más bien abiertos, en los cuales es frecuente la intervención de árboles de otros géneros, sobre todo de *Pinus* y *Quercus* (INEGI 2005b); este tipo de bosque se desarrolla en zonas de menor humedad, dentro de las regiones de clima templado subhúmedo, por lo general en zonas de transición con vegetación de zonas áridas y tropicales subhúmedas.

Los bosques de pino son los de mayor distribución entre los distintos tipos de bosques de coníferas; cubren hoy alrededor de 75% de su distribución potencial, estimada en poco más de 10 millones de hectáreas, aunque los bosques bien preservados cubren solo 5.2 millones de hectáreas (INEGI 2003, 2005a). Los pinos se encuentran en todas las serranías del país, formando bosques de altura y densidad muy variables, pero de escasa diversidad en lo que se refiere a las especies dominantes del dosel, ya que muchos de estos bosques son monoespecíficos o bien están dominados por un reducido número de especies.

Es importante mencionar que los bosques de pino también se encuentran —aunque con una cobertura muy limitada— en zonas de clima trópical húmedo, a altitudes tan bajas como los 300 m. La mayoría de estos bosques se consideran como relictuales de una distribución mucho más amplia en el pasado geológico, y están mejor adaptados a las actuales condiciones climáticas y de suelo que la vegetación tropical circundante (Sarukhán 1968; Sousa 1968; Toledo 1976).

El bosque de encino, por su parte, es el tipo de vegetación con la distribución potencial más amplia dentro del clima templado subhúmedo, estimada en más de 16 millones de hectáreas por el INEGI (2003), aunque de esta solo permanecen hoy 10 millones de hectáreas, un tercio de ella en condiciones de vegetación secundaria (INEGI 2005a). En realidad este tipo de vegetación se integra por una diversidad muy amplia de comunidades distintas, que son reflejo de las más de 200 especies de *Quercus* en México, desde encinares caducifolios y de corta estatura que forman bosques semiabiertos en las áreas de transición con zonas de clima más seco y cálido, hasta encinares en zonas muy húmedas, densos, altos y perennifolios, en las áreas más lluviosas de las masas montañosas, así como todas las variantes entre estos dos extremos. Un caso interesante son los bosques de encino relictuales en las zonas "tropicales" del país, especialmente en la vertiente del Golfo (Pennignton y Sarukhán 2005, pág. 58) y que han sido descritos por Pennington y Sarukhán (1968), Sarukhán (1968), Sousa (1968) y Toledo (1976).

Los bosques mezclados de pino-encino, con predominancia de una u otra especie, cubren una superficie potencial de más de 16 millones de hectáreas (INEGI 2005a). Se encuentran en las áreas de transición entre los bosques de encino y los de pino, predominando los primeros a menor altitud y los de pinos a mayor altitud.

Aun cuando los géneros de los árboles asociados a los bosques de coníferas y encinos son de afinidad netamente boreal, en este mismo nivel el sotobosque de estas comunidades está compuesto en proporciones similares (37%) por elementos de afinidad neártica y neotropical. También hay un componente endémico muy importante de 27% de los géneros (Rzedowski 1998). Se ha calculado que la contribución total a la flora fanerogámica de México de los ecosistemas de clima templado subhúmedo es de alrededor de 7 000 especies, prácticamente la cuarta parte de la flora nacional (Rzedowski 1998), en la que el recambio de especies entre distintas comunidades es de gran relevancia (Koleff *et al.* 2004).

3.2.5 Matorrales xerófilos

Los matorrales xerófilos abarcan diversas comunidades vegetales de porte arbustivo dominantes en los climas áridos y semiáridos de México, que cubren la mayor parte del Altiplano mexicano, las planicies costeras de los estados de Tamaulipas y Sonora, la Península de Baja California y una parte importante del Valle de Tehuacán-Cuicatlán en los estados de Puebla y Oaxaca. Comprenden una flora en la cual predominan los géneros de afinidad neotropical (37%), sobre todo endémicos, con una contribución de 44% de los géneros, cifra que crece a 60% al considerar las afinidades florísticas al nivel de especie, con lo que estos tipos de vegetación están entre los más importantes de México por su extensión y contribución a la flora endémica del país (Rzedowski 1998). Asimismo, a pesar de su escasa riqueza de especies (por km^2) su contribución a la flora fanerogámica de México está, en conjunto, estimada en unas 6 000 especies —mayor que la de las selvas húmedas— (*sensu* Rzedowski 1998). Su cobertura original se estima en 70.49 millones de hectáreas (INEGI 2003) y actualmente abarca 29.7% de la superficie nacional (53.10 y 5.36 millones de hectáreas en condición primaria y secundaria, respectivamente, además de 1.8 millones de hectáreas de chaparral sin clasificar por el INEGI [2005a]). Presenta una alta diversidad β, con elevada tasa de recambio de especies entre sitios y regiones. Los matorrales xerófilos tienen una fisonomía en la que predominan los arbustos de baja estatura, con baja densidad, es decir abierta, debido a que las condiciones de aridez limitan la producción de biomasa. Se pueden agrupar en tres variantes, de acuerdo con la forma de vida de los componentes vegetales dominantes: leñosos, suculentos y herbáceos (INEGI 2005b, 2006). Los leñosos incluyen los matorrales micrófilos (dominados por especies como la gobernadora, *Larrea tridentata*), que son los matorrales de mayor distribución en México, con una cobertura actual de alrededor de 20 millones de hectáreas (INEGI 2003, 2005a), así como los matorrales subtropical, submontano, espinoso tamaulipeco, y en el noroeste de la Península de Baja California la vegetación de desiertos arenosos y el chaparral, así como en los ecotonos entre otros matorrales y los bosques de pino y encino en las zonas de sombra orográfica de diversas regiones montañosas del país (INEGI 2005b).

Lo matorrales xerófilos, en los cuales predominan las plantas suculentas y semisuculentas, se integran en gran medida por las especies de ciertas familias botánicas estrechamente vinculadas a las zonas áridas y semiáridas de México, ya que aquí se encuentran sus centros de origen y de diversificación; incluyen a las Cactaceae (Guzmán *et al.* 2003), Agavaceae (magueyes, izotes y sotoles) (Gentry 1998), Crassulaceae, familia botánica que, a pesar de ser fundamentalmente africana (Meyrán y López, 2003), tiene géneros cosmopolitas, y en México presenta un centro de diversificación muy importante para los géneros *Echeveria*; asimismo, incluye a las Fouquieriaceae (ocotillo, cirio, etc.), todas con porcentajes de endemismo específico extremadamente altos (INEGI 2005b, 2006; CONABIO 2006; Rzedowski 1998). Las comunidades de este tipo incluyen también el matorral desértico rosetófilo (dominado por agaves como el *Agave lechuguilla*, la lechuguilla, y por especies de yuca, entre otras), que cubre más de 10 millones de hectáreas del país, así como el matorral crasicaule, en el cual predominan los cactos grandes, sea de tallo aplanado como en el caso de las nopaleras de *Opuntia streptacantha* y *O. leucotricha* en la parte central de Zacatecas y zonas adyacentes, o de tallo cilíndrico, como en el caso de las chollas (*O. cholla*), los cardones (*Pachycereus pringlei*) en porciones de la parte meridional de la Península de Baja California, y los tetechos (*Neobuxbaumia tetetzo*) en Tehuacán-Cuicatlán, el matorral sarcocaule, el matorral sarco-crasicaule, el matorral rosetófilo costero y el matorral sarco-crasicaule de neblina (Rzedowski 1978).

Los matorrales de tipo herbáceo incluyen los ecosistemas de vegetación gipsófila, que se desarrolla sobre suelos yesosos, así como la vegetación halófila de las cuencas endorreicas de las zonas áridas y semiáridas.

3.2.6 Pastizales

Las comunidades vegetales en las que dominan las gramíneas se reúnen convencionalmente en los pastizales o

zacatales, que incluye los zacatonales, los páramos de altura y las sabanas, descritas por Miranda y Hernández X. (1963). Algunas están determinadas por las condiciones climáticas, mientras que otras son favorecidas por las condiciones de suelo, aunque se han expandido por disturbio antropogénico, tal como Sarukhán (1968) lo indicó para la mayoría de las sabanas de México (véase también Pennington y Sarukhán 2005, pág. 65).

Los pastizales de las zonas semiáridas tienen una alta proporción de elementos endémicos, a pesar de su fisonomía y estructura sencilla. En el norte de México predominan las comunidades codominadas por el género *Bouteloua*, y la especie más común es *B. gracilis*. Además de las gramíneas, son muy abundantes los miembros de la familia Compositae (la familia con más especies en México), que en los pastizales incluso las sobrepasan en números de especies, y en algunos casos la presencia de plantas leñosas, aunque a veces se trata de una condición natural, como ocurre en amplias zonas en Sonora con el mezquite (*Prosopis velutina*) o en el noreste de Jalisco con *Acacia schaffneri* (Rzedowski 1978).

Otro tipo de zacatal es el que se desarrolla por encima del límite altitudinal de la vegetación arbórea, en las montañas que alcanzan una elevación suficiente, alrededor de los 4 300 m, en la mitad meridional del país, como ocurre, por ejemplo, en el pico de Orizaba, el Popocatépetl, el Iztaccíhuatl, el Nevado de Colima, la Malinche, el Nevado de Toluca y el Ajusco.

Por otra parte, a pesar de que los zacatales no son las únicas agrupaciones vegetales que habitan suelos salinos, son comunes en Chihuahua y Coahuila, y también en suelos yesosos en México, en donde se han generado flórulas gipsófilas endémicas en muchos casos.

Los pastizales naturales cubrían 18.68 millones de hectáreas y, de acuerdo con el INEGI (2005a), actualmente cubren 6.38% de la superficie de México; 8.42 millones de hectáreas se encuentran en condición natural, mientras que 4.12 millones están en condición secundaria y 1.07 millones están sin clasificar por el INEGI (2005b). Aunado a esto, debe considerarse que existen 6.34 millones de hectáreas de pastizales inducidos, por actividades ganaderas principalmente (véanse el cuadro 3.2 y el capítulo 1 del volumen II).

3.2.7 Humedales

Existe una gran diversidad de humedales, que se caracterizan por ser comunidades altamente dinámicas, y en consecuencia existen dificultades para definir con precisión sus límites. Carrera y de la Fuente (2003) compilan diversas definiciones, entre las que señalan como la más comprensible la propuesta por Cowardin y cols., que definen los humedales como "áreas donde la saturación con agua es el factor dominante que determina la naturaleza del desarrollo del suelo y el tipo de comunidades de plantas y animales que viven en el suelo o en su superficie. La característica que todos los humedales comparten es que el suelo o el sustrato está al menos periódicamente saturado o cubierto de agua. Los humedales son áreas de transición entre los sistemas acuáticos y terrestres, en donde el nivel freático usualmente está a nivel de superficie o cerca de ésta, o la superficie está cubierta por aguas someras". Rzedowski (1978) incluye entre los humedales la vegetación marina litoral, manglar, popal, tular y carrizal, vegetación flotante, vegetación sumergida, otras comunidades herbáceas anfibias o subacuáticas y bosques de galería. INEGI (2003) estima que los humedales cubrían 1.88 millones de hectáreas. El inventario nacional de humedales se encuentra en desarrollo (Semarnat 2008); en él se ha definido a los humedales como zonas de transición entre los sistemas o ambientes acuáticos y los terrestres, que constituyen áreas de inundación temporal o permanente, tanto continentales como costeras, sujetas o no a la influencia de mareas, y se han identificado tres criterios básicos para su delimitación: *1*] la presencia de inundación o saturación del suelo; *2*] la presencia de vegetación hidrófila, y *3*] la presencia de suelos hídricos. Los humedales de nuestro país están representados por tres grandes tipos de ambientes: los marinos, los estuarinos y los dulceacuícolas, e incluyen una enorme diversidad de superficies cubiertas de agua con régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas (Semarnat 2008).

Aunque todavía no se concluye el inventario nacional de humedales, el INEGI (2005a) estima que cubren 0.66% de la superficie de México (1.22 y 0.07 millones de hectáreas en condición primaria y secundaria, respectivamente, y cerca de 0.13 y 0.94 millones de hectáreas de popales y tulares para los cuales no se indica su condición; véase el cuadro 3.2).

El INEGI (2005a) reporta 859 191 y 65 583 ha de manglares en condición primaria y secundaria, respectivamente. Con base en imágenes de satélite y verificación en campo, la CONABIO (2008), ha estimado en 770 057 ha la superficie cubierta actualmente por manglares.

Los manglares son humedales costeros que destacan por albergar una biota diversa (López Portillo y Ezcurra 2002). Son formaciones vegetales en las que predominan

las especies conocidas como mangles, que son árboles o arbustos con adaptaciones reproductivas como la viviparidad, y adaptaciones especiales a la vida en lugares inundados y sujetos a las mareas, como sus sistemas radiculares convertidos en neumatóforos y en raíces zancudas —en ocasiones muy grandes—, que tienen, respectivamente, funciones de captación de oxígeno del aire y de fijación en el terreno lodoso, y son las características fisonómicas más notables de esta comunidad, que puede alcanzar alturas de hasta 25 a 30 m, aunque por lo general presentan menos desarrollo (Pennington y Sarukhán 2005). Habitan en las planicies costeras del trópico húmedo, cerca de las desembocaduras de ríos y arroyos, alrededor de esteros y lagunas costeras, en la zona de transición de los ecosistemas terrestres y marinos, y brindan conectividad con los pastos marinos y los arrecifes de coral.

De las 54 especies de mangle conocidas en el mundo, en México habitan seis especies y predominan cuatro: *Rhizophora mangle* (mangle rojo); *Laguncularia racemosa* (mangle blanco), *Avicennia germinans* (mangle negro, madre de sal) y *Conocarpus erectus* (botoncillo), por lo general con dominancia de una, dos o tres especies, dependiendo de la zona y el proceso seral. A pesar de la diversidad taxonómica de los elementos arbóreos que constituyen los manglares, existe una gran semejanza morfológica en sus hojas: todas son perennes, carnosas, de forma casi idéntica y de color muy semejante (Pennington y Sarukhán 2005).

Cabe destacar que se ha reconocido que los manglares proveen numerosos servicios ambientales, unos de ellos relacionados con la productividad de las pesquerías, como se ha demostrado en una amplia zona del Mar de Cortés (Aburto-Oropeza *et al.* 2008).

3.3 Las ecorregiones terrestres de México

Se trata de una regionalización ampliamente usada, basada en considerar que incluso en condiciones climatológicas, geológicas y edafológicas similares, las regiones que han estado separadas por su historia geológica suficiente tiempo tienen floras y faunas distintas. Al tener México una compleja historia geológica (Ferrusquía 1998) esta situación es más la regla que la excepción. Los factores biogeográficos han desempeñado papeles de gran importancia en la historia evolutiva de la flora y la fauna de México, historia que aún se encuentra plasmada en la composición de especies, comunidades bióticas y ecosistemas actuales, en un patrón de regionalización biológica y ecológica a lo largo y ancho del país. Por ello, un

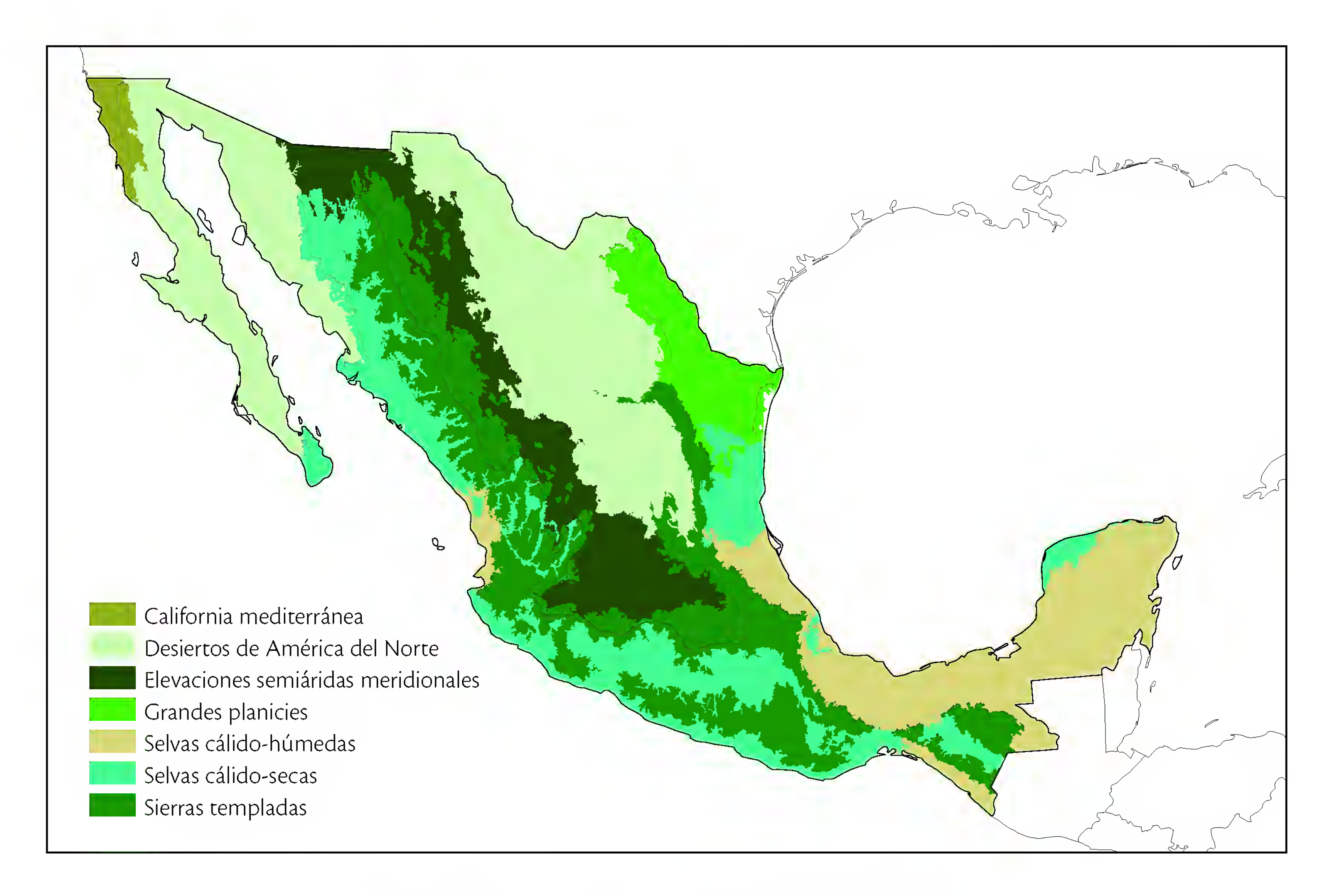


Figura 3.3 Ecorregiones terrestres de México nivel I.

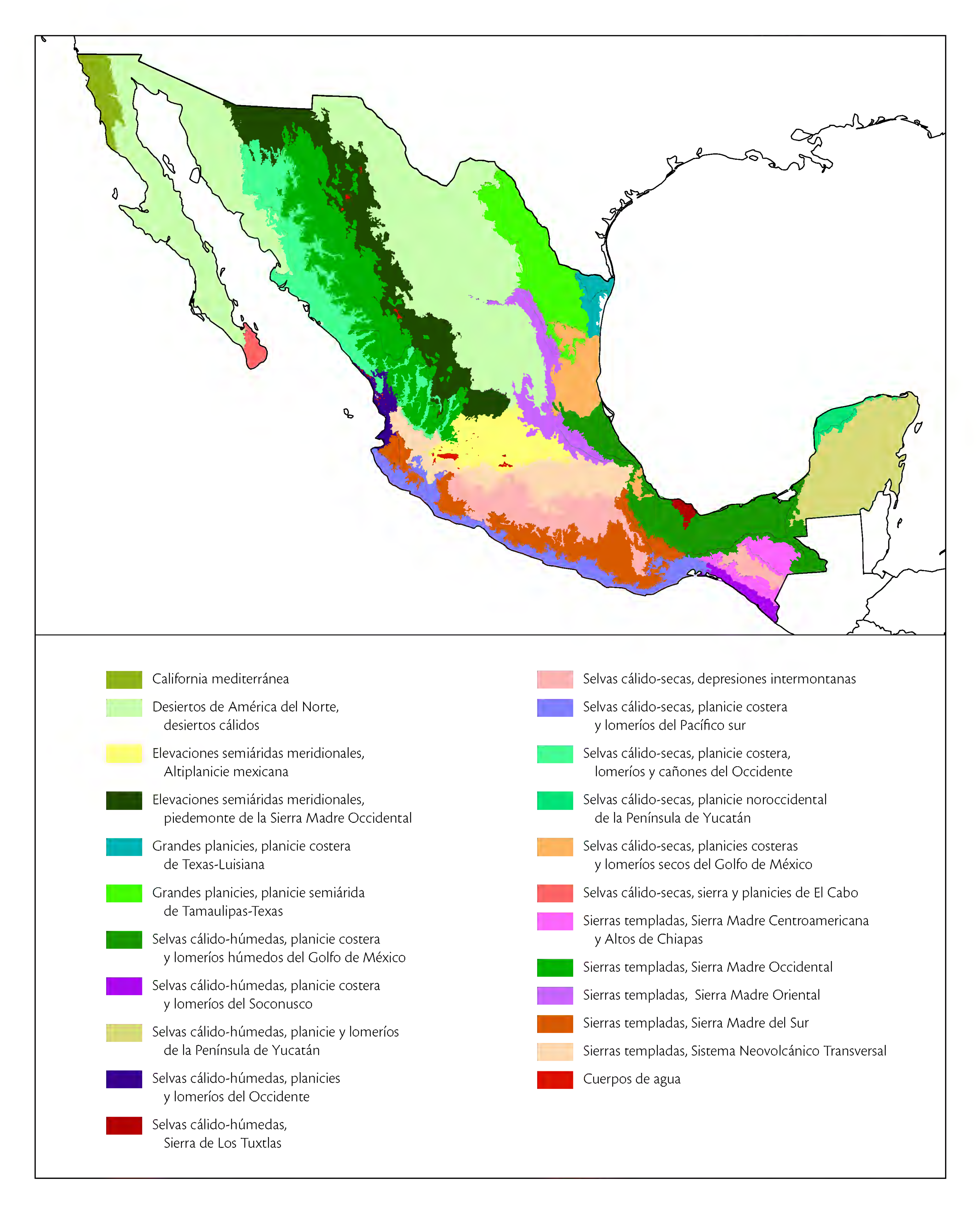


Figura 3.4 Ecorregiones terrestres de México Nivel II (CCA 1997).
Los niveles I a IV se encuentran disponibles en el apéndice 3.1 (CD 2).

bosque de pino y encino de la Sierra Madre Occidental de Chihuahua, aunque parecido en términos fisonómicos a un bosque de pino y encino de la Sierra Madre del Sur de Guerrero, comparte poco en términos de las especies dominantes de la comunidad. Estas diferencias regionales en la historia biogeográfica y la distribución de los conjuntos de especies, se pueden delimitar cartográficamente utilizando el concepto de "ecorregiones", en donde las unidades se subdividen utilizando criterios ambientales, dados por tipos de vegetación con estructura y composición de especies de flora y fauna similares, por rasgos fisiográficos como sierras, mesetas, planicies y cuencas, así como por elementos del clima como humedad y temperatura. En estas unidades se establecen comunidades bióticas ubicadas con rasgos topográficos comunes, bajo la influencia de un determinado clima. Estas clasificaciones intentan empatar las clasificaciones de los sistemas basados en biogeografía con las grandes unidades ecológicas, con el fin de fomentar un enfoque ecológico común a escala regional.

En este sentido, uno de los esfuerzos más importantes para contar con un sistema armónico que permita conocer y delimitar las ecorregiones en Norteamérica se deriva del Tratado de Libre Comercio de América del Norte (TLC), establecido en 1994. Como parte importante de la Comisión de Cooperación Ambiental —creada mediante un acuerdo paralelo al TLC—, que involucra las dependencias ambientales de los gobiernos de México, Estados Unidos y Canadá, se formaron equipos de expertos para definir las ecorregiones de América del Norte, de acuerdo con sus afinidades ecológicas y biogeográficas (CCA 1997). La figura 3.3 muestra dichas ecorregiones en el nivel I, que es el más agregado. A este nivel de resolución, las ecorregiones tienden a coincidir con las subdivisiones basadas en las grandes regiones ecológicas.

Mediante un proceso participativo, en 2005 se inició en México la actualización de la cartografía de las ecorregiones del país a una escala más desagregada, el nivel IV (escala de 1:1 000 000), cuyo mapa está compuesto por 96 ecorregiones terrestres sin considerar los cuerpos de agua (INEGI-CONABIO-INE 2007; cuadro 3.3). Este mapa se puede "anidar" dentro del mapa nacional con 39 unidades ecológicas de nivel III, que a su vez se anida al del nivel II con 22 ecorregiones para México (Fig. 3.4), y que finalmente se anida en las siete regiones ecológicas nacionales (con cuerpos de agua aparte), de las 15 reconocidas en el nivel I para toda Norteamérica (apéndice 3.1 (CD 2)).

Cada una de estas ecorregiones incluye uno o más ecosistemas, que a su vez incluyen distintas comunidades de flora y fauna. Si se comparan los grandes tipos de vegetación de México con las ecorregiones de nivel IV, se observa, por ejemplo, que las selvas bajas caducifolias no se integran por una sola ecorregión a lo largo y ancho de su distribución, sino que se presentan en diversas manifestaciones en distintas regiones del país, de acuerdo con las historias biogeográfica y ecológica locales. Esta distinción regional se expresa en una composición de especies y en una diversidad y dominancia específica

Cuadro 3.3 Ecorregiones terrestres de México de nivel I, y número de ecorregiones anidadas de los niveles II, III (CCA 2005) y IV (INEGI-CONABIO-INE 2007), los cuales reflejan diferentes niveles de detalle

Nivel I	Nivel II	Nivel III	Nivel IV
California mediterránea	1	2	4
Desiertos de América del norte	1	3	21
Elevaciones semiáridas meridionales	2	3	4
Grandes planicies	2	2	4
Selvas cálido-húmedas	5	9	17
Selvas cálido-secas	6	12	25
Sierras templadas	5	8	21
Total	**22**	**39**	**96**

Nota: el nivel I permite distinguir las principales áreas ecológicas a escala global e intercontinental (escala de presentación 1:50 millones). En México se presentan siete de las 15 ecorregiones de nivel I. El nivel II intenta proporcionar mayor detalle en la descripción de áreas ecológicas en México (escala de presentación 1:30 millones). El nivel III describe áreas ecológicas más pequeñas, con características locales más precisas (escala de presentación 1:5 a 1:10 millones) y el nivel IV se basa en criterios de topoformas (curvas de nivel), datos de vegetación primaria, límites de unidades geológicas y límites de tipos de suelos (escala 1:1 000 000).

que difiere entre ecorregiones, aun cuando se trata del mismo tipo de vegetación (como en este caso, de las selvas bajas caducifolias). Esto es un factor muy importante que hay que tomar en cuenta cuando se evalúe la biodiversidad del nivel ecosistémico presente en México.

3.4 Conclusiones

México destaca como país megadiverso no sólo por su riqueza de especies de vertebrados y plantas, sino también por lo que se refiere a su nivel ecosistémico.

Es importante resaltar que dentro de los tipos de vegetación descritos en este capítulo, existe una gran heterogeneidad en términos de la composición de especies y su dominancia, así como en la estructura de la vegetación, de acuerdo con la ubicación geográfica, altitud, la orientación de la ladera, los rangos de temperatura y precipitación, etc. Por ello, ciertos tipos de vegetación presentan composiciones de especies muy distintas, en especial los bosques de coníferas y encinos (Koleff *et al.* 2004) y los bosques mesófilos de montaña (Rzedowski 1998; Pérez-García y Williams-Linera 1990; Nixon 1993), lo que resulta en una alta biodiversidad β; esta heterogeneidad es uno de los factores más importantes para la megadiversidad biológica de México, ya que el mismo tipo de vegetación puede incluir un número muy elevado de comunidades bióticas distintas, con hábitats y nichos ecológicos diferentes y, por ende, faunas diferentes.

Dentro de esta diversidad existen también estados serales e incluso vegetación clímax desviada (por ejemplo, dominada por elementos resistentes al fuego, debido a frecuentes incendios forestales y al uso del fuego en las prácticas agropecuarias, como es el caso de la vegetación del norte de la Península de Yucatán) con sus propios conjuntos de especies adaptadas. También existen ecosistemas relictuales en el sentido biogeográfico —como las floras alpinas y subalpinas de las montañas más elevadas, y como los propios bosques mesófilos—, así como en el sentido de la transformación antropogénica de los ecosistemas (como es el caso, ahora, de las selvas altas perennifolias y los bosques mesófilos de montaña), cada uno con sus comunidades bióticas diversas y, a la vez, amenazadas (McDonald 1993; Rzedowski y Palacios Chávez 1977; Challenger 1998).

Esta gran variedad de ambientes se corresponde directamente con la enorme diversidad taxonómica (capítulo 11) y genética (capítulos 14 y 15). En otras palabras, la compleja historia geológica de México, su posición biogeográfica intermedia y su heterogeneidad climatológica han producido una alta diversidad biológica en todos los aspectos en que ésta se mida.

Las clasificaciones ecorregionales tienen una gran utilidad en la planeación de la conservación (véase el capítulo 17 del volumen II) y por ello fue fundamental contar como punto de partida con una cartografía de ecorregiones de la escala del nivel IV (INEGI-CONABIO-INE 2007); sin embargo, aun existen notables sesgos en el conocimiento detallado de su biota y procesos funcionales. En ese sentido, los inventarios forestales de la Comisión Nacional Forestal de la Semarnat, producidos de manera periódica, son fundamentales para realizar ciertas tareas de planeación tanto a escala nacional como estatal. No obstante, la planeación y el manejo a niveles de mayor detalle requerirán incrementar la resolución de estos ejercicios. En general, aumentar la resolución de las clasificaciones basadas en percepción remota que incluyan verificaciones de campo permitirá sin duda mejorar el conocimiento sobre los ecosistemas de México.

Agradecimientos

Nuestro profundo agradecimiento a Tania Urquiza, Laura González y Melanie Kolb por la preparación de las figuras y el cuadro 3.3, así como a Jesús Alarcón y por su apoyo para elaborar el cuadro 3.2.

Notas

1 La fisonomía se refiere al aspecto general de la vegetación y la estructura a la distribución y organización espacial de los diferentes componentes de la comunidad vegetal, y es función en gran medida de la forma biológica de los mismos (Rzedowski 1978).

2 En respuesta a la necesidad de conocer el estado natural de las comunidades vegetales antes de los grandes cambios antropogénicos de los siglos XIX y XX, el INEGI llevó a cabo el proyecto de la carta de Vegetación primaria de México a escala 1:1 000 000, con la cual se pretende apoyar los estudios de distribución de plantas y animales, conservación de hábitats únicos y análisis de impacto ambiental, y utilizarla en proyectos de conservación y rescate de corredores biológicos, áreas ecológicas y zonas protegidas, y de aprovechamiento sustentable, así como participar en la protección de la biodiversidad de México, entre otros propósitos. En este sentido el INEGI (sin fecha) define la vegetación primaria

como la vegetación que se desarrollaría en un área, en condiciones ambientales similares a las actuales, sin la influencia humana. La definición anterior trata de explicar en forma sencilla la complejidad de establecer una visión de la cubierta vegetal original del país a partir de la información proporcionada por la carta de Uso del suelo y vegetación, escala 1 : 1 000 000. Es obvio que grandes áreas no conservan en la actualidad relictos que nos indiquen la vegetación original o que se encuentran clasificadas como si estuvieran en estado primario, sin que tengamos idea de la magnitud de la alteración que hubo en tiempos históricos.

Ese mapa muestra la vegetación que se presentaría en el país en condiciones ambientales similares a las actuales, sin la influencia humana. Se elaboró con base en análisis realizados a partir de las diferentes series y escalas de la carta de Uso del suelo y vegetación mencionada, además de recorridos de campo, revisiones bibliográficas y consultas con especialistas de las diferentes regiones del país. La carta puede usarse como marco de referencia en cuanto a la pérdida de la cubierta vegetal en México en la generación de estadísticas ambientales (Victoria Hernández 2005).

En este capítulo se usa el término 'vegetación potencial' para referirse también a la vegetación primaria original.

Referencias

Aburto-Oropeza, O., E. Ezcurra, G. Danemann, V. Valdez, J. Murray y E. Sala. 2008. Mangroves in the Gulf of California increase fishery yields. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105** : 10456-10459.

Breedlove, D. 1981. *Introduction to the flora of Chiapas*. California Academy of Sciences, San Francisco.

Carrera, E., y G. de la Fuente. 2003. *Inventario y clasificación de humedales de México*, Parte I. Ducks Unlimited de México, A.C., México.

CCA. 1997. Comisión para la Cooperación Ambiental de América del Norte: Regiones ecológicas de América del Norte, en *<www.cec.org/pubs_docs/documents/index.cfm?varlan=espanol/&10=344>*.

Ceballos, G., A. Arroyo-Cabrales y R.A. Medellín. 2002. Mamíferos de México, en G. Ceballos y J.A. Simonetti (eds.), *Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales*. Conabio-Instituto de Ecología, UNAM, México.

Cervantes-Zamora Y., S.L. Cornejo-Olguín, R. Lucero-Márquez, J.M. Espinosa-Rodríguez, E. Miranda-Víquez y A. Pineda Velásquez 1990. Clasificación de regiones naturales de México, IV.10.2. *Atlas Nacional de México*, vol. II, escala 1 : 4 000 000, México.

Cevallos-Ferriz, S.R.S. y J.L. Ramírez. 1998. Las plantas con flores en el registro fósil. *Ciencias* **52** : 46-57.

Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro*. Conabio-Instituto de Biología, UNAM-Agrupación Sierra Madre, México.

Challenger, A. 2003. Conceptos generales acerca de los ecosistemas templados de montaña de México y su estado de conservación, en O. Sánchez, E. Vega, E. Peters y O. Monroy-Vilchis (eds.), *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. Diplomado en conservación, manejo y aprovechamiento de vida silvestre. Instituto Nacional de Ecología, Semarnap, México, pp. 17-44.

Conabio. 1997. *Provincias biogeográficas de México*. Escala 1 : 4 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Conabio. 2006. *Capital natural y bienestar social*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Conabio. 2008. *Distribución de manglares en México*. Escala 1 : 50 000, México. Tomado del proyecto DQ056: J. Acosta-Velázquez y M.T. Rodríguez-Zúñiga. 2007. Programa de monitoreo de los manglares de México a largo plazo: primera etapa, Conabio, México.

Ferrusquía, I. 1998. Geología de México: una sinopsis, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 3-108.

Flores M., G., J. Jiménez L., X. Madrigal S., F. Moncayo R. y F. Takaki T. 1971. *Memoria del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana*. Secretaría de Recursos Hidráulicos, México.

Flores-Villela, O., y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: Vertebrados, vegetación y uso del suelo*. UNAM-Conabio, México.

Gentry, H.S. 1998. *Agaves of continental North America*. The University of Arizona Press, Tucson.

González Medrano, F. 2003. *Las comunidades vegetales de México*. Instituto Nacional de Ecología, México.

Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. UNAM-Conabio, México.

INEGI. Sin fecha. Vegetación primaria de México, *<http://mapserver.inegi.org.mx/map/datos_basicos/vegetacion/descripcion.cfm>* (consultada en agosto de 2008).

INEGI. 1997. *Diccionario de datos de uso de suelo y vegetación: escalas 1 : 250 000 y 1 : 1 000 000 (alfanumérico)*. Dirección General de Geografía, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.

INEGI. 1997. *Estadísticas del medio ambiente México*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.

INEGI. 2000. *Diccionario de datos de uso de suelo y vegetación: escala 1 : 250 000 (vectorial)*. Dirección General de

Geografía, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.

INEGI. 2003. *Conjunto de datos vectoriales de la carta de vegetación primaria 1:1 000 000.* Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.

INEGI. 2005a. *Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso del suelo y vegetación: escala 1:250 000. Serie III (continuo nacional).* Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.

INEGI. 2005b. *Guía para la interpretación de cartografía: uso de suelo y vegetación.* Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.

INEGI. 2006. *Propuesta de clasificación: Sistema de clasificación de la cubierta de la Tierra.* Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes. Documento interno, no publicado.

INEGI-CONABIO-INE. 2007. *Ecorregiones de México, nivel IV, escala 1:1 000 000.* Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Instituto Nacional de Ecología, México.

Koleff, P., J. Soberón y A. Smith. 2004. Madrean pine oak woodland, en R. Mittermier *et al.* (eds.), *Hotspots (Biodiversidad amenazada II): Nuevas ecorregiones terrestres prioritarias del mundo*. Cemex-Agrupación Sierra Madre, México.

Lavin, M., y M. Luckow. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany* **80**:1-14.

López-Portillo, J., y E. Ezcurra. 2002. Los manglares de México: una revisión. *Madera y Bosque* (número especial):27-51.

McDonald, J.A. 1993. Phytogeography and history of the alpine-subalpine flora of northeastern Mexico, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution.* Oxford University Press, Nueva York, pp. 681-703.

Meyrán, J., y L. López. 2003. *Las crasuláceas de México.* Sociedad Mexicana de Cactología, México.

Miranda, F. 1957. Vegetación de la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre de Chiapas (México) y sus relaciones florísticas. *Proceedings of the 8th Pacific Science Congress*, vol. 4. Instituto Botánico de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, pp. 438-453.

Miranda, F. 1964. *Vegetación de la península yucateca.* Serie de sobretiros núm. 2, Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo.

Miranda, F., y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**:29-179.

Mittermeier, R.A., C.G. Mittermeier, P. Robles Gil *et al.* 1997. *Megadiversidad: Los países biológicamente más ricos del mundo*. Cemex-Agrupación Sierra Madre, México.

Nixon, K.C. 1993. The genus *Quercus* in Mexico, en T.P., Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution.* Oxford University Press, Nueva York, pp. 447-458.

Olmstead, I., y R.D. García. 1997. Distribution and ecology of low freshwater coastal forests in the Yucatán Peninsula, Mexico, en A.D. Laderman (ed.), *Coastally restricted forests.* Oxford University Press, Nueva York. pp. 237-256.

Olson, D., E. Dinerstein, E.D. Wikramanayake, N.D. Burgess, G.V.N. Powell *et al.* 2001. Terrestrial ecorregions of the world: A new map of life on Earth. *BioScience* **51**:933-938.

Pennington, T.D., y J. Sarukhán. 1968. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*, 1a. ed. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación-José Sarukhán, México.

Pennington, T.D., y J. Sarukhán. 1998. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*, 2a. ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México.

Pennington, T.D., y J. Sarukhán. 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*, 3a. ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México.

Pérez-García, I., y G. Williams-Linera. 1990. *Variación altitudinal de la estructura y la composición florística del bosque mesófilo de montaña de Veracruz.* XI Congreso Mexicano de Botánica, Oaxtepec, Morelos. Programas y resúmenes. Sociedad Botánica de México, México, p. 182.

Puig, H. 1976. *Végétation de la Huasteca, Mexique.* Serie: Étude phytogéografique et écologique. Thèse Doctorelle d'État, París.

Ramírez, J., y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2000. Consideraciones sobre las angiospermas (plantas con flores) fósiles de México. *GEOS* **20**:433-444.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.

Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica* **35**:24-44.

Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.) *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución.* Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 129-145.

Rzedowski, J., y R. Palacios Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia* (*Oreomunnea*) mexicana en la región de la Chinantla (Oaxaca, México), una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **36**:93-127.

Sarukhán, J. 1964. Estudio sucesional de un área talada en Tuxtepec, Oax., en *Contribución al estudio fitoecológico de las zonas cálido-húmedas de México. Inst. Nac. Inv. For. Méx.* (publicación especial núm. 3), pp. 65-175.

Sarukhán, J. 1968. *Análisis sinecológico de las selvas de* Terminalia amazonia *en la planicie costera del Golfo*

de México. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo.

Semarnat. 2008. *Inventario nacional de humedales. Síntesis ejecutiva del documento estratégico rector*. Grupo de trabajo interinstitucional. Semarnat, México.

Sousa, M. 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. Ser. Bot.* **39**: 121-160.

Styles, B. 1993. Genus *Pinus*: A Mexican preview, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.) *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution.* Oxford University Press, Nueva York, pp. 397-420.

Toledo, V.M. 1976. *Los cambios climáticos del Pleistoceno y sus efectos sobre la vegetación cálida tropical y húmeda de México.* Tesis de maestría, UNAM, México.

Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). *Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma.* Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 111-122.

Victoria Hernández, A.E. 2005. Conjunto de datos vectoriales de vegetación primaria, nivel 1 y 2. Escala 1 : 1 000 000, 1ª versión. Convención Nacional de Geografía 2005, Manzanillo, Colima. Ponencia y memoria en extenso disponibles en <*http://mapserver.inegi.gob.mx/webdocs/cng2005PP/k3/1/8/USO_DEL_SUELO_100_ELIGIO_ARTURO.DOC*>.

Villaseñor, J.L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**: 105-135.

Wendt, T. 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forests, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution.* Oxford University Press, Nueva York, pp. 595-680.

4 Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales

AUTOR RESPONSABLE: José Rubén Lara-Lara
COAUTORES: José Alfredo Arreola Lizárraga • Luis Eduardo Calderón Aguilera • Víctor F. Camacho Ibar • Guadalupe de la Lanza Espino • Anamaría Escofet Giansone • Martha Ileana Espejel Carbajal • Manuel Guzmán Arroyo • Lydia B. Ladah • Martín López Hernández • Enrique Alf Meling López • Patricia Moreno Casasola Barceló • Héctor Reyes Bonilla • Eduardo Ríos Jara • José Antonio Zertuche González
REVISORES: Virgilio Arenas Fuentes • Salvador Contreras Balderas • Roberto Millán Núñez

Contenido

Lara-Lara, J.R., *et al.* 2008. Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 109-134.

Resumen

En este capítulo se describen los principales ecosistemas costeros, insulares y acuáticos epicontinentales de México, que destacan por su alta diversidad ambiental y sociocultural.

Las zonas costeras tienen una dinámica determinada por la interfase del continente, el océano y la atmósfera, en la que se encuentran diversos rasgos que conforman la línea de costa, como lagunas, estuarios, esteros, marismas, bahías, caletas, ensenadas, cenotes, aguadas y sartenejas, entre otros. Existen diferencias muy marcadas entre los sistemas costeros del Golfo de México y los del Pácifico, e incluso entre los del Golfo de California y el lado occidental de la Península, resultado de las diferencias de clima, los aportes fluviales y los aportes continentales.

Los manglares son ecosistemas característicos de bahías, lagunas costeras, estuarios y playas protegidas del oleaje, que se distribuyen a lo largo de casi todas las costas del país.

La franja intermareal y de dunas costeras constituye el punto central de la interfase tierra y mar, con fisonomías y dinámicas muy diferentes que requieren estudios de la dinámica de los factores que la regulan.

Los arrecifes de coral son reconocidos por su elevada diversidad biológica; se encuentran en ambas costas del país. En el Golfo de México aparecen en tres grandes regiones; la costa de Veracruz, el banco de Campeche y el Caribe (donde forma parte del Sistema Arrecifal Mesoamericano). Los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano son pequeños y están geográficamente aislados entre sí.

Los ecosistemas insulares de México albergan una biota muy diversa, en su mayoría endémica, además de que son sitios de reproducción, anidación, descanso o alimentación de fauna muy diversa que incluye aves migratorias. Una de las regiones más importantes del mundo en este aspecto es la del Golfo de California y la costa oeste de la Península, en donde existen cerca de 900 islas e islotes.

Entre los ecosistemas acuáticos epicontinentales destacan los ríos y arroyos, que, si bien albergan una pequeña proporción del agua del planeta, han sido muy significativos para el establecimiento y desarrollo de la civilización humana. En México existen alrededor de 50 ríos principales, en cuencas de captación tanto de las vertientes del Pacífico y el Atlántico como interiores —cuyos ríos desembocan en lagos y lagunas—. Su abundancia y caudal se debe a la heterogeneidad de las condiciones topográficas, fisiográficas y climáticas.

En las zonas costeras ocurren actividades humanas que ejercen una fuerte presión sobre ambientes frágiles y de gran diversidad biológica, como la pesca y la acuicultura, la extracción de hidrocarburos y minerales, la transportación marítima y el turismo, el crecimiento urbano desordenado y la producción de contaminantes; todas ellas generan una gran presión en los ecosistemas. En las islas se ha documentado el mayor número de extinciones de especies, las cuales se deben a la flora y fauna introducidas.

En el caso de las aguas continentales el principal problema es la sobreexplotación de este recurso, que ha ocasionado la disminución de líquido disponible para uso urbano y agrícola y la desertificación, además de la contaminación, eutrofización e introducción de especies exóticas que han deteriorado estos ecosistemas.

4.1 Introducción

México tiene una extensión territorial de 1 964 375 km^2, de los cuales 1 959 248 km^2 corresponden a superficie continental y 5 127 km^2 son islas. Sobresale el hecho de que nuestro país cuenta con 231 813 km^2 de mar territorial y cerca de 3 149 920 km^2 de zona económica exclusiva (de la Lanza-Espino 2004) entre ambas vertientes oceánicas, es decir, 50% más que su territorio continental. Administrativamente se reconocen dos grandes regiones marinas: el mar territorial y la zona económica exclusiva. La zona costera terrestre cubre una extensión de alrededor de 430 000 km^2.

De las 32 entidades federativas del país, 17 tienen frente litoral; existen 263 municipios costeros, de los cuales 150 cuentan con frente de mar y 113 municipios con influencia costera. La longitud de la línea de costa de dichos estados es de 11 122 km —sin contar el territorio insular—, de los cuales 7 828 km corresponden a estados que tienen acceso al Océano Pacífico y Golfo de California, mientras que los estados del Golfo de México y Mar Caribe comparten 3 294 km de línea de costa (INEGI 2000). La zona costera es habitada por aproximadamente 15% de la población del país; sin embargo, algunas de sus localidades presentan las mayores tasas de crecimiento poblacional (2.8% en promedio).

México posee una gran riqueza natural en sus regiones oceánica y costera, por la extensión territorial y su diversidad biológica, producto asimismo de su singular fisiografía y posición geográfica intertropical. El dinamismo de la zona costera es producto de la interfase del continente, el océano y la atmósfera, donde tienen lugar diversas ac-

tividades económicas de importancia nacional e incluso mundial, como son la pesca y la acuicultura, la extracción de hidrocarburos y minerales y la transportación marítima y el turismo, por citar algunos, en un marco de alta diversidad ambiental y sociocultural. Esta diversidad de actividades ejerce una fuerte presión sobre ambientes frágiles y de gran diversidad biológica. Asimismo, la falta de orden propicia que las actividades económicas se afecten entre ellas, como sucede con la pesca, la acuicultura y el turismo.

Actualmente la importancia de las zonas costeras es estratégica, tanto desde el punto de vista del desarrollo económico como de la seguridad nacional, al albergar, como se mencionó, una gran diversidad de actividades que suelen presentar conflictos por el uso y apropiamiento de los recursos, tales como el suelo, el agua y el paisaje.

Se estima que más de la mitad de la población mundial vive dentro de una franja de 100 km de costa y se prevé que para el año 2025 75% de la población mundial podría habitar en las zonas costeras, concentradas en megalópolis con problemas de marginación y pobreza, y los consecuentes problemas ambientales derivados del abasto para las mismas y la generación de enormes volúmenes de desechos, contaminación de acuíferos y deterioro generalizado.

A diferencia de la tendencia de crecimiento costero mundial, en México se estima que una cuarta parte de la población habita en las planicies costeras en una franja de 100 km. Sin embargo, el desarrollo acelerado de las actividades económicas ha propiciado un crecimiento desordenado en la zona costera y zonas urbanas de la costa, lo que a su vez ha dado lugar a conflictos ambientales derivados de la competencia por el espacio, el uso de los recursos y la generación de residuos y contaminantes, conflictos que influyen en el deterioro de la calidad de vida y en la disminución de la competitividad de los mismos sectores y en sus actividades económicas.

Los ecosistemas costeros son de los más productivos, pero también los más amenazados en el mundo; incluyen ecosistemas terrestres (por ejemplo, los sistemas de dunas), áreas donde el agua dulce y el agua de mar se mezclan (estuarios), y las áreas costeras cercanas al litoral. En general la zona costera es aquella que abarca desde menos de 200 m de profundidad en el mar, hasta 100 km tierra adentro, o 50 m de elevación (lo que esté más cerca del mar), aunque también se define como en la sección 4.2.4.

Los ecosistemas costeros proporcionan diversos servicios a la sociedad, entre ellos estabilidad y protección a la propia zona costera, fuente de alimentos por medio de las pesquerías, materiales de construcción, farmacéuticos, regulación del clima y recreación, entre otros. Asimismo, la amplia variedad de hábitats que pueden contener (como estuarios, manglares, lagunas costeras, "praderas" marinas y "bosques" de macroalgas) sirven como refugio y área de alimentación para muchas especies de crustáceos, moluscos, peces y aves, algunas de ellas de interés comercial. Otros hábitats, como acantilados y zonas rocosas, bahías, ensenadas, playas, dunas y marismas, desempeñan un papel importante en el ciclo de vida de una diversidad de peces, moluscos y aves migratorias.

Los mares y la zona costera de México son uno de los pilares del desarrollo nacional. Desafortunadamente, el deterioro ambiental, con la consecuente pérdida de hábitats naturales de biodiversidad marina y de muchos recursos socioeconómicos, cada día sigue incrementándose. Actualmente México es uno de los países con los ecosistemas marinos más frágiles y vulnerables ante los impactos de los fenómenos naturales y de origen antropogénico, entre ellos el cambio climático.

4.2 Ecosistemas costeros

La zona costera mexicana es el espacio geográfico de interacción del medio acuático, el terrestre y la atmósfera (Fig. 4.1), constituido por *a*] una porción continental definida por 263 municipios costeros, 150 con frente de playa y 113 interiores adyacentes a estos, con influencia costera alta y media; *b*] una porción marina definida a partir de la plataforma continental delimitada por la isóbata de los −200 m, y *c*] una porción insular representada por las islas oceánicas y costeras.

4.2.1 Los manglares

Los manglares son un tipo de vegetación que está compuesto por árboles que viven alrededor de bahías, lagunas costeras, estuarios y playas protegidas del oleaje. Son ecosistemas que están directamente en contacto con el mar y con el ambiente terrestre. Por lo general son tropicales, llegan a medir más de 30 m de altura y abarcan extensiones de miles de hectáreas (Fig. 4.2).

En México existen cinco especies de mangle: *Rhizophora mangle* (mangle rojo), *Laguncularia racemosa* (mangle blanco), *Conocarpus erectus* (mangle botoncillo), *Avicennia germinans* (mangle negro) (Conabio 2008a) y *Rhizophora harrisonnii*. Las cuatro primeras son las más ampliamente distribuidas y abundantes en ambas costas.

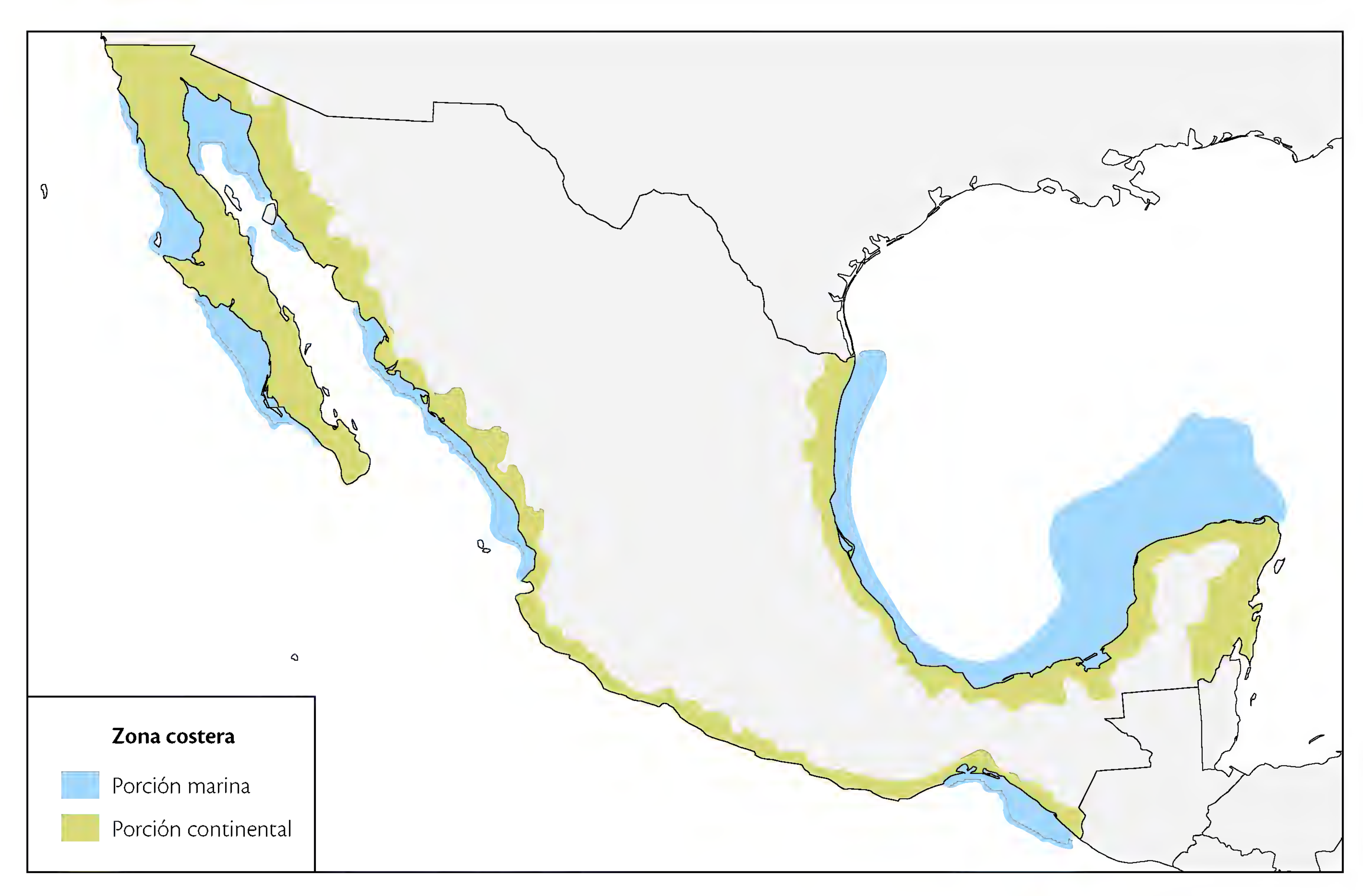


Figura 4.1 Zona costera.

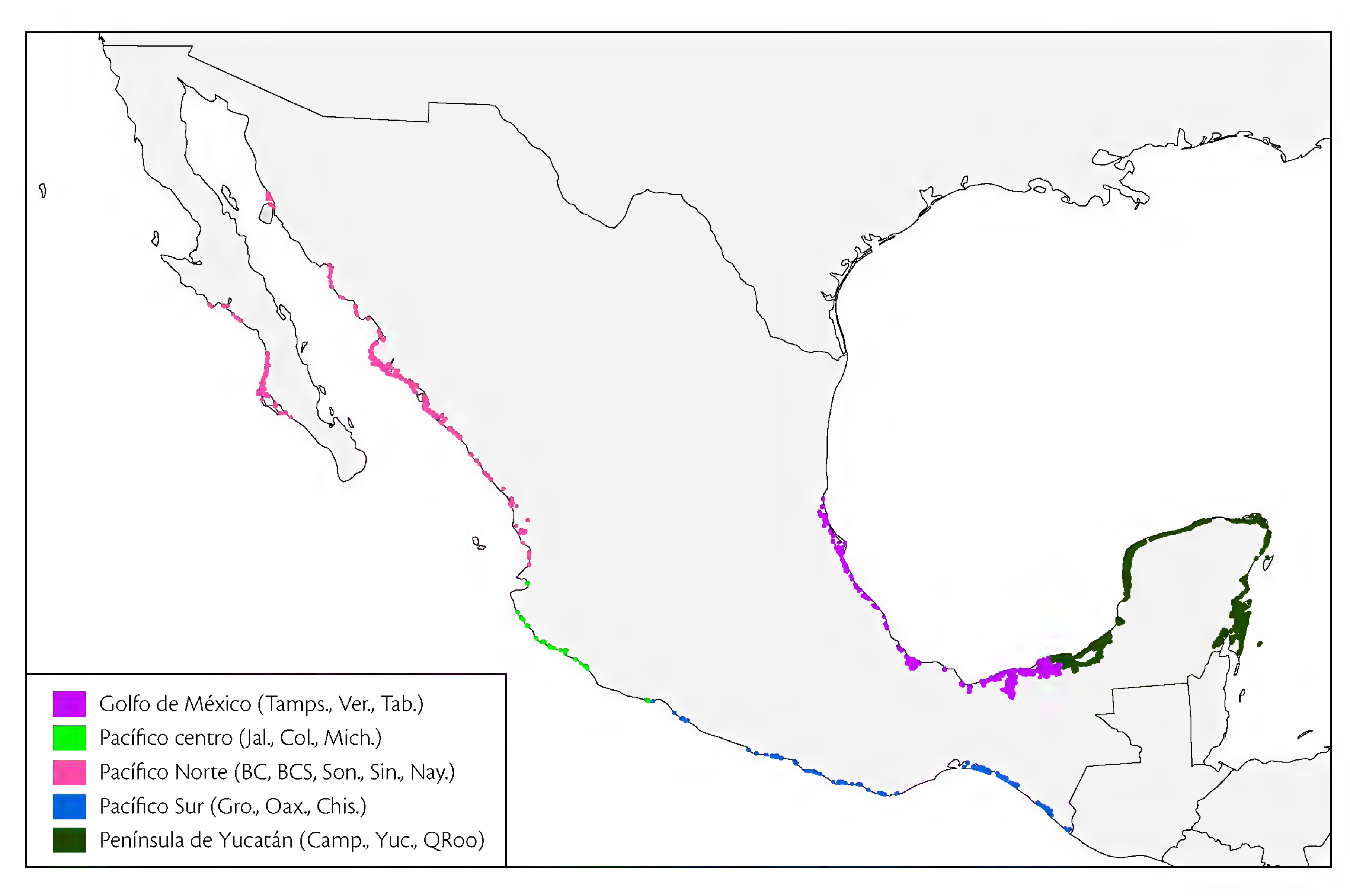


Figura 4.2 Ubicación de manglares a partir del mapa de Uso de suelo y vegetación, INEGI-INE 1996, agrupado por la CONABIO, 1998.

Existe una amplia discrepancia en la literatura de los años pasados entre las distintas estimaciones de la superficie que ocupan los manglares en México, y esto se debe principalmente a cálculos hechos con diferentes métodos que no permiten comparar las distintas cifras. Los valores oscilan entre 440 000 hectáreas, estimación de FAO para el año 2000, y cerca de un millón y medio de hectáreas estimadas por Snedaker para el año 1991 (Ruiz-Luna *et al.* 2008).

En un esfuerzo interinstitucional, la CONABIO, el INE, la Conafor, la Conanp, el INEGI, la Semar y diversos expertos en manglares de México de distintas instituciones académicas, determinaron, con base en imágenes de satélite a escala 1 : 50 000 y con verificación de terreno, que la superficie de manglar para México es de 770 057 ha, lo que representa 0.39% del territorio del país. La superficie de manglares en áreas protegidas (AP) es de 413 483 ha, esto es 53.7% del total (CONABIO-Conanp 2007; CONABIO 2008b; Conanp 2008) (véanse capítulo 3 de este volumen y capítulo 9 del volumen II).

Los manglares se distribuyen en las zonas de transición entre el mar y la tierra, caracterizándose por ser muy dinámicos y con procesos ecológicos acelerados; sin embargo, son muy sensibles a cualquier perturbación. Los recursos ecológicos así como los de valor económico son diversificados, ya que se encuentran especies del ambiente terrestre y del marino, además de contar con otras especies que solo se desarrollan en ese hábitat (Pannier y Pannier 1980), y gran cantidad de especies comerciales. La interacción de las relaciones abióticas y ecológicas de los manglares y los ecosistemas adyacentes se ha demostrado debido a las interacciones de las especies.

En el Pacífico mexicano los manglares se encuentran distribuidos a lo largo de casi toda la costa. Las áreas más extensas se localizan en el sistema de Chantuto-Teculapa-Panzacola en Chiapas y en Teacapán-Agua Brava-Marismas Nacionales en Sinaloa y Nayarit; estos dos sistemas abarcan 22% del total de áreas de manglares de México (Flores-Verdugo *et al.* 1992), aunque el estado de la República con mayor extensión es Campeche. Su distribución extrema en el Pacífico llega hasta las costas de las zonas áridas de la latitud 29°19′ N en el Golfo de California, donde los manglares alcanzan alturas menores a los tres metros y se presentan por lo común en pequeños parches de escasas hectáreas. Este límite es importante porque está compartido por tres zonas: Punta Abreojos, sobre el Pacífico bajacaliforniano, donde se localiza *C. erectus* con pequeños árboles de un metro; el extremo este del Golfo de California, donde se observa *R. mangle*, y Bahía de los Ángeles y el estero El Sargento, al norte de Bahía de Kino, donde se pueden encontrar las cuatro especies.

Los manglares son uno de los ecosistemas más productivos e importantes del mundo, ya que proporcionan diversos servicios ambientales: son sumideros de carbono, estabilizan la línea costera, forman barreras contra huracanes, son el hábitat de una variada fauna silvestre; también funcionan como filtros biológicos y son fuente de nutrientes para los hábitats de ambientes marinos adyacentes a las regiones áridas; tienen valor económico como productores de madera y leña y como atractivo turístico y cultural (Flores-Verdugo *et al.* 1998).

Existe un gradiente biogeográfico en riqueza de especies y complejidad estructural que va desde los manglares subtropicales uniespecíficos con poca diversidad y altura, hasta bosques de mangles de mayor altura asociados con otras especies tropicales en zonas más húmedas y de mayor temperatura (López-Portillo y Ezcurra 2002), mientras que en el ámbito local la distribución estructural de los manglares depende de la topografía del lugar, los periodos de inundación, la precipitación, las entradas de agua dulce y la temperatura. La zonación de los manglares depende de factores como salinidad, nivel de agua, pH, aporte de sedimentos, niveles adecuados de oxígeno, estrés hidrodinámico, competencia interespecífica y otros de carácter sucesional.

La constante producción y caída de hojas de los manglares es una fuente de energía para organismos marinos en zonas adyacentes a ellos. Se cree que existe un gradiente de producción de hojarasca desde las zonas tropicales hasta las regiones áridas; los valores reportados van desde más de 1 400 g peso seco m^{-2} año^{-1} (López Portillo y Ezcurra 2002) hasta 175 g peso seco m^{-2} año^{-1}, en manglares dominados por *A. germinans* de zonas áridas (Arreola-Lizárraga *et al.* 2004).

4.2.2 Los humedales

Los humedales conjuntan varias comunidades con distinta composición, formas de vida y estructura. Frecuentemente se los considera como un solo tipo de ecosistema, comparable a los bosques o pastizales. Sin embargo, los humedales reúnen gran parte de la variabilidad ambiental que se puede encontrar entre los ecosistemas más secos y forman una serie de tipos que de manera general son comparables, difiriendo principalmente en su grado de humedad o inundación. Por lo tanto, la hidrología, es decir la cantidad, la calidad y la estacionalidad de la inun-

dación, es el factor ambiental principal que determina y afecta los humedales. Cuando están cerca de la costa, la salinidad es un factor más que produce heterogeneidad ambiental (López Portillo y Ezcurra 1989; Noe 2002). Otras fuentes de variabilidad son los flujos de nutrientes, las diferencias en cuanto al origen o fuente del agua y los mecanismos de abastecimiento del humedal (Kellogg *et al.* 2003), las perturbaciones locales y las actividades humanas que se producen en los propios humedales (Travieso Bello 2005).

Los humedales de México ocupan una extensión mayor en la costa que tierra adentro, e incluyen, por mencionar algunos, las lagunas costeras someras con sus pastizales marinos, las marismas y oasis de la Península de Baja California; los cenotes, manglares y petenes de la Península de Yucatán; los popales, tulares, palmares y selvas inundables de la planicie costera; los manglares de Marismas Nacionales y de la Encrucijada en el Pacífico; las lagunas interdunarias de Veracruz; los pastizales inundables de las planicies costeras del Golfo de México, además de los cuerpos de agua continentales considerados por Rasmar (Abarca 2008) humedales, entre los que se incluyen lagos como los de Chapala y de Pátzcuaro o aquellos someros de Michoacán, Hidalgo y Coahuila, por citar algunos, y los manejados por el hombre, por ejemplo las chinampas de Xochimilco y ciertas presas. Esta gran variabilidad reúne una enorme cantidad de ecosistemas y por tanto una alta biodiversidad, a pesar de que algunos de ellos en sí mismos sean poco diversos. Los humedales de la planicie costera se ubican en las tierras bajas inundables que reciben el escurrimiento del altiplano, así como en las zonas donde hay influencia de marea. Esta ubicación geográfica da lugar a un gradiente de humedales con distinto grado de inundación y salinidad.

La flora de los humedales está compuesta por gran variedad de especies pertenecientes a numerosas familias. Lot y Novelo (2004) indican que son 78 las familias de angiospermas con representantes acuáticos; reconocen para México 24 familias de fanerógamas acuáticas estrictas, con 46 géneros y aproximadamente 122 especies, y asimismo consideran que la flora acuática y subacuática está representada de manera preliminar por 49 familias con 199 géneros.

Así como existen extensas descripciones de la flora de los humedales, es mucho más reducido el número de trabajos sobre la estructura de la vegetación y su relación con los factores ambientales del suelo y del agua; la mayor parte de estas investigaciones se ha enfocado a los manglares. Para los humedales de agua dulce se pueden consultar las revisiones presentadas en los trabajos de Lot y Novelo (2004) y Moreno Casasola *et al.* (2005).

La hidrología es el factor principal que determina y afecta los humedales (Junk 2002). Muchas de las diferencias entre los distintos humedales se basan en características del hidroperiodo; este afecta de manera importante la composición de especies, la estructura del suelo, los procesos metabólicos y con frecuencia abre el ecosistema a entradas y salidas laterales de materiales. En México, en los últimos años se han registrado periodos secos de mayor extensión, y eventos lluviosos frecuentemente, asociados a tormentas y huracanes, lo que trae consigo fluctuaciones en el nivel del agua que son fundamentales para el mantenimiento de la diversidad de los humedales. La frecuencia y los cambios en la presencia de los fenómenos El Niño y La Niña, así como la frecuencia e intensidad de huracanes, han producido inundaciones y sequías que han afectado todo el territorio mexicano. Entre las principales causas naturales de reducción de humedales están la sequía, las tormentas, las subsidencia y la elevación del nivel del mar (Dugan 2005). En los humedales de agua dulce, la presión de la agricultura de riego y la sobreexplotación de los acuíferos han sido la causa de la desecación de un buen número de ellos, particularmente en zonas áridas y semiáridas (Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1994)

Los cambios en los humedales han sido documentados principalmente para los manglares. De los humedales de agua dulce hay muy poca información, debido a la carencia de tipificaciones, inventarios y mapas. Ello dificulta la valoración de la superficie que se ha perdido y su estado actual. Sin embargo, se pueden describir los factores principales que han producido cambios y las tendencias generales, lo cual permite tener una idea de qué tan grave es su situación. Entre los factores están los cambios demográficos y el desarrollo urbanístico de las zonas costeras, la generación de energía, el desarrollo y el crecimiento portuario, y el establecimiento de polos turísticos y corredores como el de Cancún-Tulum. Asimismo, las actividades agropecuarias y de acuicultura se han incrementado considerablemente en la zona costera mexicana. El deterioro de los humedales, por las causas expuestas, los hace más vulnerables a otro tipo de impactos como los producidos por la variabilidad y el cambio climáticos.

4.2.3 La franja intermareal y las dunas

Las franjas intermareal y de dunas costeras constituyen el epítome de la interfase tierra-mar y un punto central

para el desarrollo de los estudios ambientales de países costeros. Propuestas recientes indican que el espacio costero debe estar integrado por tres elementos: la línea de costa, el espacio hacia el mar y el espacio hacia tierra, conformando una zona costera mínima u obligada (Clark 1996; Sorensen 1997). Las franjas intermareal y de dunas costeras se posicionan en la parte central de esta triada, es decir la línea de costa. Los estudios diagnósticos de la biodiversidad deben considerar de manera dinámica los factores que la regulan, es decir, que influyen sobre la composición y distribución de especies y sobre la abundancia relativa de las especies. En el subuniverso formado por la franja intermareal y las dunas son relevantes dos espacios conceptuales: en la escala macro, el ámbito que liga la composición de especies con diferentes tipos de sustratos y, en la escala de cada tipo de sustrato, el ámbito que identifica el alcance espacial de las relaciones funcionales que influyen sobre la abundancia y distribución de las especies que le son propias.

Entre los 17 estados de México con frente litoral, Baja California y Baja California Sur son peculiares por tener costa por el Pacífico y por el Golfo de California. Las diversas características geológicas proveen las condiciones para una biodiversidad regional, que en general distingue a las playas de arena con alrededor de 93 especies de infauna, seis de las cuales reúnen 70% de la abundancia total. Los fondos lodosos albergan unas 44 especies de infauna, dos de las cuales suman 80% de la abundancia total. El sustrato rocoso tiene alrededor de 60 especies epifaunales; las dunas, con la humedad adyacente, reúnen alrededor de 35 especies vegetales. Los cantos rodados no presentan rasgos bióticos destacados, aunque proporcionan un servicio ambiental importante.

Sobre el estado del conocimiento en cuanto al funcionamiento del ecosistema de la franja intermareal y de dunas, la costa pacífica de Baja California puede ser un ejemplo a seguir en el país, ya que la academia dispone de conocimientos para conducir operativamente el tema de la biodiversidad en la franja intermareal y de dunas, mediante resultados de investigaciones que trascienden las etapas descriptivas y enumerativas para pasar a la identificación de relaciones funcionales, incluyendo en varios casos el factor antropogénico y acciones de manejo. Esencialmente puede mostrarse que la biodiversidad regional descansa sobre un mosaico de fisonomías diferentes, que la franja intermareal y de dunas constituye un sistema abierto que mantiene un intercambio de materia y energía respecto del entorno marino y terrestre, y que el análisis dinámico de la biodiversidad en espacios tan accesibles al ser humano debe considerar el efecto relativo de factores de modelación naturales y antropogénicos.

4.2.4 Las lagunas costeras

Dentro de lo que se denomina zona costera (aproximadamente comprendida desde la plataforma de mar abierto hasta donde crece la vegetación halófita tierra adentro) se encuentran diversos rasgos que conforman la línea de costa, como lagunas, estuarios, esteros, marismas, bahías, caletas, ensenadas; también existen dentro de esta zona cenotes, aguadas, sartenejas, entre otros (figura 4.3). Dicha diversidad morfológica ha sido consecuencia de la ubicación latitudinal tropical de México y su evolución geológica.

Según Lankford (1977) en el país se encuentran 123 rasgos costeros importantes, sin contar los cenotes y

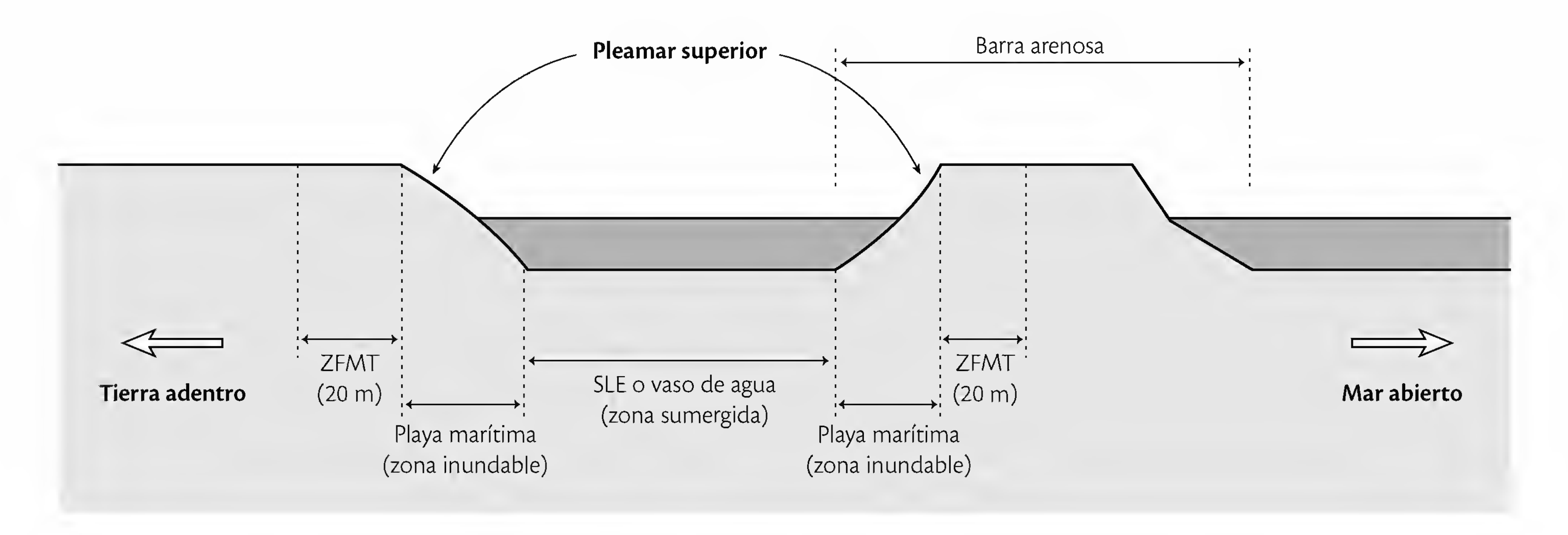


Figura 4.3 Perfil idealizado del sistema lagunar-estuarino.

cuerpos asociados; por su parte, Contreras (2005) registra la presencia de poco más de 600, entre los que incluye todos los rasgos arriba citados (sin contar los cenotes) tomando como unidades individuales los que pertenecen a un mismo sistema lagunar pero intercomunicados. En el caso de los cenotes y su diversidad morfológica, fundamentalmente se localizan en la Península de Yucatán en un número aproximado de 10 000.

En forma general, existen diferencias marcadas entre los sistemas costeros del Golfo de México y los del Pacífico, incluso entre los del Golfo de California y el lado occidental de la Península, como resultado del clima que trae consigo el patrón, la recurrencia y la intensidad de las lluvias o la ausencia de las mismas, que se traducen en aportes fluviales, desde grandes ríos hasta escasos y efímeros aportes continentales.

La mayoría de los sistemas costeros del Golfo de México son alimentados por un río más o menos permanente, que en el caso de las lagunas han recibido el nombre de sistemas fluvio-lagunares o estuarino-lagunares, de los cuales en esta vertiente se encuentran ocho de los más importantes (Ortiz Pérez y de la Lanza-Espino 2006), específicamente localizados en los estados de Tamaulipas, Veracruz y Campeche. En la Península de Yucatán, por el lado del Golfo de México no se encuentran estos sistemas. Sin embargo, en la parte norte de Celestún destaca Ría Lagartos por sus dimensiones; en el estado de Quintana Roo existen la laguna La Paila y las bahías Ascensión, Espíritu Santo y Chetumal, en especial con mayor aporte marino, pero en algunos casos también con aguas subterráneas.

Algunos de los sistemas costeros del Golfo de México son de oligohalinos a mesohalinos (<5 a 18 ups), con ciertos ambientes dulces como la Laguna de Tlalixcoyan (parte de la laguna de Alvarado, que recibe aguas del Río Papaloapan y agua marina), los Pantanos de Centla, que reciben agua del sistema Grijalva-Usumacinta, y Pom-Atasta, que es parte de la Laguna de Términos, entre otros. Los mesohalinos se pueden dividir en estuarinos, con aporte de agua dulce o fluvial, como los ejemplos ya citados, y eurihalinos, con un mayor aporte de agua marina, como Chetumal, Ría Lagartos, las bahías Ascensión, Espíritu Santo y Chetumal, Sian Ka'an y La Paila. Los ambientes hipersalinos (>35 ups) se caracterizan por tener climas áridos y secos extremosos.

En el Pacífico mexicano destaca la presencia de cuatro sistemas estuarino-lagunares importantes que son alimentados por un río, pero que en la mayoría de los casos es temporal y extremoso. El sistema estuarino-lagunar más importante es Teacapán-Agua Brava-Marismas Nacionales, en Nayarit, alimentado por cinco ríos: Bejuco, Rosamorada, Acaponeta, San Pedro (marcadamente estacionales) y Santiago, que le imprimen una salinidad desde <5 a >30 ups, es decir, de eurihalino hasta polihalino; esta última salinidad es causada por el manejo antropogénico (apertura de la Boca de Cuautla y la construcción de la presa Aguamilpa). En esta vertiente también existen ambientes oligohalinos como la Laguna de Tres Palos, en Guerrero, que mantiene una salinidad anual de 2 a 4 ups y que es alimentada por el Río La Sabana y se encuentra aislada del mar. Dentro de la categoría hipersalina está la Laguna de Huizache y Caimanero, en Sinaloa, que en la época de sequía alcanza >100 ups.

En el Golfo de California se encuentran las categorías eurihalinas e hiperhalinas, según la época, como bahías de Concepción, Aldair, Guaymas, Topolobampo y Ohuira, y como estuarina Ensenada del Pabellón; las últimas cinco ubicadas en Sinaloa y la primera en la costa occidental del Golfo de California. En la costa occidental de la Península también se encuentran sistemas eurihalinos-hiperhalinos, según la temporada, como las bahías de San Ignacio, Magdalena y Ballenas, entre otras.

En relación con la productividad primaria, la zona costera se caracteriza por ser de los ambientes de más alta producción, no solo porque es el almacén y vivero de un buen número de organismos marinos, sino también porque es el de mayor abundancia en recursos pesqueros (más o menos 70% de la pesca mundial); según Contreras (2005), en la zona costera de México se tienen, en conjunto, aproximadamente 400 especies de peces, 50 de moluscos y 90 de crustáceos (algunos de importancia comercial), asociados en cierta fase de su vida a la comunidad del manglar.

Según Tovilla Hernández (1998), la alta productividad de las lagunas costeras está basada no solo en la producción fitoplanctónica (máximos de 1 gC m^{-2} $día^{-1}$), sino también en la productividad de la vegetación sumergida (fanerógamas de 2 a 5 gC m^{-2} $día^{-1}$), en las macroalgas y en el manglar. En el cuadro 4.1 se presenta una revisión de Lara-Lara y colaboradores (2003), de los reportes de las tasas de productividad primara del fitoplancton en diversas bahías, esteros y lagunas costeras de México.

En las costas de los estados de Sonora, Baja California y Baja California Sur, existen alrededor de 43 sistemas lagunares costeros (Castañeda López y Contreras Espinosa 2003), con gran diversidad de superficies, fisiografías, comunidades bióticas, tiempos de residencia y grados de perturbación o actividad antropogénica. En esta

Cuadro 4.1 Tasas de productividad primaria del fitoplancton de diversas bahías, esteros y lagunas costeras de México

Localidad	Número de publicaciones revisadas	Fecha de muestreo	Número de mediciones	Productividad mg C m^{-3} h^{-1}			Razón de asimilación mg C mg Cl*a* h^{-1}		
				mín	máx	$\bar{x}$	mín	máx	$\bar{x}$
Zona I									
Estero Punta Banda	6	1979	60	3.0	60.0		0.7	16.3	5.9
		1985	10	7.0	37.0				
		1987-1988	19	0.3	68.0		1.6	15.6	
		1989-1990	25	5.0	117.0				14.9
		1993-1994	6			15.5			
		1998-1999 (PI)						14.6	
		1998-1999 (PP)		0.03	0.6				
Bahía Todos Santos	6	1981	1			1.0[c]			
		1990	15	8.0	32.0	19.4	1.0	2.0	1.6
				0.28	5.6	1.7[c]			
		1982	18	3.0	35.0		1.0	18.0	
		1986	30	0.5	1.6	0.95	0.7	3.6	
		1994	15		20.8				
		1994	20				2.4	23.3	9.6
Bahía San Quintín	6	1973-1974				607.0[a]			
		1977	28	2.0	44.0	23.4	3.0	13.8	6.0
				0.05	0.29	0.12[b]			
		1979	123	0.5	91.4	18.9	0.5	30.1	7.6
		1984	20	0.5	9.1		3.5	9.7	
		1981	1	4.0[c]					
		1955	1		0.48[a]				
		1984	21	11.3	5.4		2.0	5.4	
Laguna Ojo de Liebre	1	Feb 1957	9	35.8	65.8				
Bahía Sebastián Vizcaíno	1	Feb 1957	3	7.9	47.6				
San Hipólito	2	1972	20		7.5[c]	31.0[b]			
		1973	19		4.1[b]				
Zona II									
Delta del Río Colorado, BC, Son.	4	1989-1991	31	0.1	76.2				
		1991	16	0.8	32.4		0.2	8.4	
		1991	16					2.1	
		1989-1991	72		76.0				
Puerto Don Juan, BC	1	1986	22	15.0	85.0		10.0	24.0	
Bahía de los Ángeles, BC	4	1972	3	1.0	8.0	5.0			5.7
		1986	23	0.4	16.9		2.0	13.5	
		1987	18	2.8	29.2				
		1990	1	3.0	20.5		0.7	5.6	
Bahía Concepción, BCS	1	1972	7	3.0	6.0	4.0			7.8
Bahía de La Paz, BCS	3	1972	9	14.0	45.0	31.0			8.6
		1976-1977		0.2	1.8	1.1[c]			
		1996-1998[a]	323	2.0	16.0				
		(PNF)[a]		0.05	0.1[c]				

Cuadro 4.1 [*concluye*]

Localidad	Número de publicaciones revisadas	Fecha de muestreo	Número de mediciones	Productividad mg C m^{-3} h^{-1}			Razón de asimilación mg C mg Cl*a* h^{-1}		
				mín	máx	$\bar{x}$	mín	máx	$\bar{x}$
Laguna La Cruz, Son.	3	1972	6	50.0	122.0	81.0			11.5
		1980	51			60.0			
		1987-1998[a] (O_2)	11		2.91				
Bahía de Guaymas, Son.	1	1972	7	44.0	167.0	86.0			10.8
Estero de Lobos, Son.	1	1972	6	34.0	83.0	53.0			11.9
Estero de Huivuilay, Son.	1	1972	6	48.0	156.0	99.0			10.7
Bahía de Yavaros, Son.	1	1972	2	29.0	103.0	66.0			7.8
Estero Agiabampo, Son.	1	1972	6	19.0	184.0	62.0			10.2
Laguna La Lechuguilla, Sin.	2	1972	6	68.0	139.0	104.0			8.8
		1986	6	0.0	1.9	0.5[c]			
Bahía Ohuira	1	1972	7	70.0	121.0	88.0			8.5
Canal de Saliaca	1	1972	5	15.0	115.0	54.0			11.1
Bahía Santa María, Sin.	1	1972	6	42.0	115.0	72.0			11.0
Estero de Quevedo, Sin.	1	1972	6	34.0	105.0	73.0			12.9
Estero Urías, Sin.	2	1972	6	34.0	160.0	136.0			13.4
		1982-1983 (O_2)		0.0	666.5				
Estero Tastiota, Son.	1	1987 (O_2)			80.1				
Sistema lagunar Teacapán-Agua Brava, Nay.	1	1995-1996	11			43.0			
Zona III									
Laguna de Nuxco, Gro.	1	1976-1977				0.8[c]			
Laguna de Coyuca, Gro.	1	1976				2.13[c]			
Bahía de Chamela, Jal.	1	1980	11	1.31	9.4				
Laguna de Mitla, Gro.	2	1978^{+}				20.7[c]			
		1978^{+} (O_2)				1.9[c]			
Laguna de Chautengo, Gro.	2	1976				2.1[c]			
		1978^{+}				0.8[c]			
		1978^{+} (O_2)				7.4			
Laguna del Mar Muerto, Oax.	1	1990^{+} (O_2)		135.5	383.2				
Laguna La Joya-Buenavista, Chis.	1	1990^{+} (O_2)		477.8	585.5				
Laguna de San José Manialtepec, Oax.	1	1989	4	0.0	34.1				
Laguna de Carretas-Pereira, Chis.	1	1990-1991	42		764.0				
Laguna Chantuco-Panzacola, Chis.	1	1990-1991	42		260.0				

Nota: La zona I comprende la región costera del Océano Pacifico frente a la Península de Baja California; la zona II comprende los sistemas costeros del Golfo de California; y la zona III comprende los sistemas costeros desde Cabo San Lucas, BCS, hasta la frontera con Guatemala. La presente información fue compendiada de diferentes fuentes y autores.

Abreviaturas: PI: Experimentos de fotosíntesis y radiancia. PP: Utilización de un modelo para estimación de la productividad primaria.

[a] mgC m^{-3} d^{-1}.

[b] gC m^{-2} h^{-1}.

[c] gC m^{-2} d^{-1}.

región se ecuentran algunas lagunas costeras reconocidas nacional e internacionalmente por su importancia ecológica y económica, incluyendo, entre otras, Ojo de Liebre, sitio importante como criadero de la ballena gris; Guerrero Negro, donde está establecida una de las salineras más grandes del mundo; Bahía de Guaymas, importante puerto pesquero, y el Estero de Punta Banda, que por su valor ecológico recientemente ha sido designado como sitio Ramsar. En cuanto a su diversidad en área superficial, por ejemplo, las 24 lagunas costeras del estado de Sonora oscilan entre las 40 ha de la Laguna Santa Rosa y las 17 700 ha de la Laguna Agiabampo. Sin embargo, estas 24 lagunas costeras, en su conjunto, representan una superficie equivalente a solo la mitad del área del sistema lagunar Bahía Magdalena-Bahía Almejas (con alrededor de 117 000 ha), localizado en Baja California Sur. En términos de impacto antropogénico se puede considerar que la mayoría de las lagunas costeras localizadas en la Península de Baja California son prístinas o levemente impactadas (Ibarra-Obando *et al.* 2001). En constraste, la mayoría de las lagunas costeras en Sonora reciben aportes de nutrientes por vertimientos de aguas residuales agrícolas, urbanas y camaronícolas.

Aunque existen contrastes entre las lagunas costeras del NW de México, todas ellas tienen en común el hecho de estar ubicadas en una región árida o semiárida subtropical, por lo que la precipitación pluvial es baja ($<$ 300 mm por año) y los escurrimientos desde el continente hacia la mayoría de los cuerpos costeros son escasos e intermitentes. Por lo tanto, en contraste con la mayoría de las lagunas costeras del resto del país, los aportes terrestres de materiales (carbono, nutrientes, sedimentos, etc.) hacia las lagunas costeras del NW son limitados.

A pesar de ello, esas lagunas costeras son altamente productivas. En contraste con los ecosistemas estuarinos, su productividad está sostenida por aportes de nutrientes del mar adyacente y el intenso reciclamiento en su interior. Aunque hay muy pocos estudios publicados en la literatura científica internacional en los que se presenten mediciones directas o indirectas de los flujos de nutrientes del mar hacia lagunas costeras de la región (Lara-Lara *et al.* 1980; Camacho-Ibar *et al.* 2003), de manera cualitativa se puede generalizar que tanto las lagunas costeras de la costa oeste de la península de Baja California, como las de la costa de Sonora se fertilizan con aguas marinas ricas en nutrientes inorgánicos producto de surgencias. Dado que los caudales de los ríos entre Sonora y Sinaloa son marcadamente estacionales, el aporte de estos a las lagunas diminuye significativamente durante las sequías y, en consecuencia, los nutrientes via fluvial; sin embargo, el sedimento y la vegetación halófita aportan concentraciones de nutrientes que mantienen, en la época de lluvias, una producción primaria alta.

Uno de los aspectos menos estudiados en cuanto a flujos de materiales en ecosistemas lagunares en México es la dinámica de la materia orgánica particulada o disuelta. Si bien los productores primarios consumen nutrientes fundamentalmente en forma inorgánica disuelta, la materia orgánica lábil representa un almacén temporal de dichos nutrientes, y este almacén suele ser mucho mayor que el contenido de nutrientes inorgánicos disueltos en la columna de agua. Por ejemplo, con base en datos recientes del contenido de fósforo orgánico lábil en los sedimentos de Bahía San Quintín (Ortiz Hernández 2006) se puede calcular que mientras la columna de agua contiene alrededor de 8 ton de fosfatos, solo los dos primeros centímetros de la superficie de los sedimentos contienen 150 ton de fosfatos en forma orgánica lábil. Por esta razón, el proceso de descomposición de la materia orgánica en los cuerpos costeros someros desempeña un papel fundamental en la disponibilidad de nutrientes inorgánicos y, en consecuencia, en la productividad de dichos ecosistemas. En el caso de la región NW del país, en varias lagunas costeras se ha determinado que si bien la producción primaria puede ser alta, durante primavera-verano la respiración de la comunidad puede ser aún mayor. Es decir, el metabolismo neto del ecosistema (MNE $= P - R$, donde P es la producción primaria y R la respiración de la comunidad) en dichos sistemas es heterotrófico (Smith *et al.* 1999). Esta observación es una prueba de que estos ecosistemas no solo reciben aportes de nutrientes inorgánicos disueltos desde el mar adyacente, sino que deben de recibir un subsidio de material orgánico que les permite mantener la condición heterotrófica neta.

4.2.5 Las macroalgas

Las macroalgas son productores primarios presentes en prácticamente todas las zonas costeras. Con frecuencia son la base de ecosistemas de gran importancia, particularmente en aquellas costas influenciadas por aguas frías, ricas en nutrientes (debidos a surgencias) y en cuerpos costeros semicerrados como lagunas costeras, bahías y golfos. Además de proveer biomasa vegetal, producir oxígeno y funcionar como sumideros de carbono, también proveen alimento y son hábitat de numerosas especies, algunas de gran interés comercial.

México es un país con una alta diversidad de macro-

algas marinas debido a la variedad de ambientes costeros con que cuenta. Existen al menos 55 especies de algas con un potencial comercial para el Golfo de California (GC) y un número similar para las costas del Pacífico de la Península de Baja California (PBC). El estado del conocimiento actual sobre la función de las macroalgas en el ecosistema está basado principalmente en estudios en la PBC y en la zona oeste del GC. Estas son las únicas zonas del país donde se lleva a cabo una explotación comercial de macroalgas a partir casi siempre de cuatro especies: *Macrocystis pyrifera, Gelidium robustum, Chondracantus canaliculatus* (en la PBC) y *Gracilariopsis lemaneiformis* (en el GC). Para el resto de los mares mexicanos prácticamente no existen estudios que permitan inferir su relevancia en el ecosistema. Habría que resaltar, sin embargo, que existe un esfuerzo importante por parte de científicos mexicanos para conocer, mediante estudios florísticos y taxonómicos, la presencia de macroalgas.

La costa de la PBC está dominada por la presencia de grandes mantos de algas pardas conocidos como "bosques de sargazos", que han sido el enfoque de estudios de investigación desde los años cincuenta del siglo pasado. Estos mantos están principalmente constituidos por *Macrocystis pyrifera,* que por lo común rebasa los 30 m de longitud; con una de las tasas de crecimiento más altas en el mundo para un productor primario, forma un ecosistema extremadamente diverso. Existen otros sargazos menores que habitan a su sombra, de igual relevancia pero menos estudiados, además de un número considerable de otras algas y animales. La estructura de estos ecosistemas está influenciada por surgencias, tormentas, herbivoría (principalmente erizos), por fenómenos de alta frecuencia como la marea y ondas internas, y por fenómenos climáticos de baja frecuencia, que afectan la temperatura y los nutrientes, como El Niño. La biomasa de *Macrocystis pyrifera*, estimada en alrededor de 100 000 ton húmedas, puede reducirse hasta en un 90% por efectos de El Niño. Aparte de la cosecha sustentable de algas, de este ecosistema también se cosechan organismos bentónicos de gran interés comercial, como el abulón, el erizo, el caracol, la langosta y el pepino de mar.

El hecho de que el GC sea un cuerpo costero semicerrado acentúa la influencia ecológica de las macroalgas que habitan ambas costas, la peninsular y la continental, además de la costa insular. Solo se cuenta con estudios de la costa occidental del Golfo sobre la flora marina desde el punto de vista funcional. Los estudios sobre las biomasas de algas en el GC demuestran que son tan grandes como en la PBC, pero en este caso su presencia tiene una estacionalidad muy fuerte pues la mayoría de las plantas muere a finales del verano, cuando las aguas el Golfo alcanzan su máxima temperatura. Destacan las altas biomasas de los mantos de las especies de *Sargassum* presentes a lo largo del Golfo, que alcanzan, en su conjunto, valores de alrededor de 150 000 ton húmedas. La mayoría de esta biomasa termina en las playas en forma de arribazones. Con excepción de la tortuga marina, no se observan herbívoros importantes sobre las algas. Algunos estudios demuestran que varias especies endémicas, como *Eucheuma uncinatum* y *Chondracantus scuarrulosus*, tienen altas tasas de productividad y crecimiento. Las estimaciones de biomasa de las principales especies capaces de formar mantos sobre la costa occidental del GC permiten inferir que las macroalgas actúan como sumidero de al menos 20 000 ton de carbono durante la primavera, cuando se alcanzan las mayores biomasas. Valores similares podrían suponerse para la costa oriental del GC o el Pacífico tropical mexicano, pero no existen estudios que lo comprueben. Y aunque en el GC también existen especies bentónicas importantes comercialmente, como el pepino de mar, la langosta y varios bivalvos, se desconoce el papel de las algas sobre estos recursos.

Las costas de la PBC y el GC se reconocen en el ámbito mundial por su riqueza de macroalgas. Para las costas del Pacífico tropical, el Caribe y el Golfo de México, no se tienen suficientes estudios para evaluar la importancia que las macroalgas tengan en el ecosistema. Sin embargo, es de esperar que los complejos lagunares grandes, como Laguna Madre, Laguna de Términos y la zona costera del Golfo de Tehuantepec, presenten grandes concentraciones de macroalgas con un potencial aprovechable y un papel significativo en el saneamiento (por medio de la remoción de nutrientes) de sus aguas.

4.2.6 Los arrecifes de coral

Los arrecifes de coral están reconocidos como biomas con enorme diversidad biológica y sitios de importancia económica, ya que ofrecen recursos pesqueros y atractivos turísticos (Calderón Aguilera y Reyes Bonilla 2005). México cuenta con este tipo de ecosistemas en ambas costas (Carricart Ganivet y Horta Puga 1993), y en los últimos tres lustros se ha incrementado el interés científico en ellos. En 2005 existían más de 80 referencias arbitradas sobre los arrecifes del Océano Pacífico y más de 150 para los del Golfo de México (Jordán-Dahlgren y Rodríguez Martínez 2003; Reyes Bonilla *et al.* 2005).

Los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano son peque-

ños y están geográficamente aislados entre sí (Reyes Bonilla 2003) (Fig. 4.4). Los más norteños se encuentran en las costas de la Península de Baja California, seguidos por los situados en Nayarit-Jalisco (20° N), Manzanillo, Col. (19° N), Zihuatanejo, Gro. (17° N), y entre Puerto Ángel y Huatulco, Oax. (15° N). Estos arrecifes se caracterizan por la gran abundancia de peces, entre otros organismos.

En el Océano Pacífico los corales presentan varios tipos de zooxantelas (Iglesias-Prieto *et al.* 2004); estos dinoflagelados, junto con los tapetes de algas, son los fijadores clave de carbono y nitrógeno. La energía es puesta en circulación cuando las algas son consumidas por los herbívoros, pero también en forma de mucus altamente energético proveniente del coral que es consumido por peces y por los invertebrados asociados a las colonias (como los decápodos *Alpheus* spp. y *Trapezia* spp.).

Los arrecifes de coral de las costas del Golfo de México son los mejor conocidos del país, gracias a múltiples investigaciones nacionales e internacionales llevadas a cabo con particular énfasis entre las décadas de 1960 y 1990 (Jordán-Dahlgren 1993). Esos biomas aparecen en tres regiones generales: la costa de Veracruz (Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan y Sistema Arrecifal Veracruzano, 19 a 21° N), el Banco de Campeche (arrecifes insulares relativamente aislados situados entre los 20 y 22° N, pero con buen desarrollo, como es el caso del Arrecife Alacranes, 22° N) y el Caribe, donde forma parte del Sistema Arrecifal Mesoamericano (18 a 20° N). La riqueza de especies es alta, normalmente entre 60 especies de corales duros y blandos, y un centenar de especies de peces (Vargas Hernández y Román Vives 2002; Spalding 2004).

Las relaciones tróficas son semejantes a las descritas

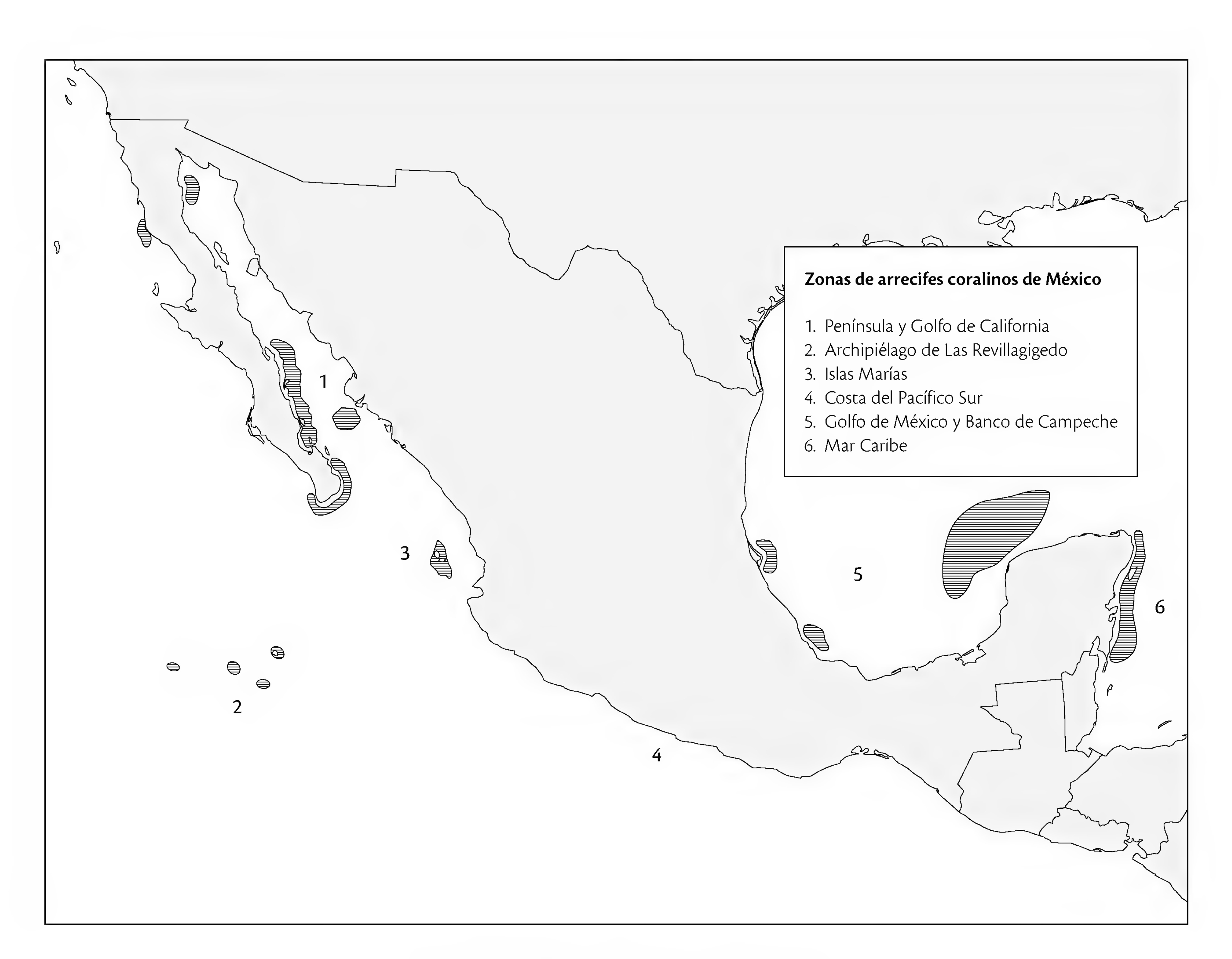


Figura 4.4 Distribución de arrecifes coralinos.

para el Pacífico, pero la red es relativamente más compleja debido a la mayor diversidad local y al acoplamiento de ecosistemas. Por ejemplo, desde el punto de vista de la producción primaria, los corales y sus zooxantelas aportan energía; sin embargo, otros organismos del arrecife, como las algas coralinas o verdes, *v. gr.* de los géneros *Halimeda* o *Ulva*, y aquellas plantas que se distribuyen en la zona costera adyacente o en las lagunas arrecifales, como los mangles y pastos marinos, también fijan carbono en grandes cantidades y lo exportan en forma particulada y disuelta (Vega-Cendejas y Arreguín Sánchez 2001). Además, es bien conocido el acoplamiento de estos ecosistemas, donde los organismos juveniles habitan los manglares y pastos, y posteriormente pasan su vida adulta dentro de las zonas arrecifales (Mumby *et al.* 2004). El intercambio de energía producto de estas interacciones hace que el Caribe presente sistemas posiblemente más resistentes que los del Pacífico, pero mucho más propensos a ser afectados de manera indirecta por presiones antropogénicas (Pandolfi *et al.* 2003). En el caso del Caribe, la información funcional se ha centrado en aspectos ligados a modelos de redes tróficas y aspectos relacionados. Cabe señalar que los arrecifes veracruzanos tienen menor diversidad de corales, tanto blandos como duros, de tal manera que el Golfo de México marca límites de distribución.

4.3 Ecosistemas insulares

Las islas son fragmentos de hábitat natural donde se han establecido, adaptado y evolucionado especies y comunidades separadas del continente; además, contienen especies continentales que, sumadas a las insulares, constituyen una biota muy diversa, en ocasiones única en el mundo, por lo que son de importancia crítica para la biodiversidad global. Los ambientes insulares también son sitios de reproducción, anidación, descanso o alimentación de fauna marina y aves migratorias. (Tershy y Croll 1994). Sin embargo, debido a que la mayoría de las especies insulares han evolucionado en ausencia de grandes depredadores o herbívoros, no tienen defensas o no pueden competir eficientemente ante su presencia, lo que las hace particularmente sensibles a las perturbaciones y extremamente vulnerables.

4.3.1 Las islas del Pacífico mexicano

En términos de biodiversidad nuestro país es una de las cinco regiones más ricas del mundo, y las islas de México son parte importante de esta riqueza (Vales *et al.* 2000). En el Pacífico mexicano, la mayor parte de las islas se encuentra en la región noroeste que comprende el Golfo de California y la costa oeste de la Península; en esta región existen cerca de 900 islas e islotes. Otro grupo de islas e islotes se encuentra en la costa de Jalisco, en el Pacífico central mexicano, y entre estas se distinguen las islas La Pajarera, Cocinas, Mamut, Colorada, San Pedro, San Agustín, San Andrés y Negrita, y los islotes Los Anegados, Novillas, Mosca y Submarino.

Las islas de la región noroeste son áreas esenciales para la reproducción de más de 30 especies de aves marinas del Pacífico oriental, dos especies de tortugas marinas y cuatro pinnípedos. Además son hogar de al menos 218 especies y subespecies endémicas de plantas y animales, entre los que se encuentran 81 reptiles, 45 aves terrestres y 92 mamíferos. Actualmente muchas de estas especies se encuentran amenazadas o en peligro de extinción.

En el Pacífico mexicano se distingue también el archipiélago volcánico Revillagigedo, un asombroso y frágil ecosistema, fascinante por su riqueza biológica de valor incalculable, y que también tiene importancia adicional en términos de soberanía de los recursos marinos, ya que su lejanía del continente incrementa en casi el doble la extensión de la zona económica exclusiva de México en esa región.

Las islas del Pacífico mexicano contienen considerable biodiversidad, y aunque muchas se clasifican como continentales, es decir con flora y fauna cercanamente relacionada a las formas del continente aledaño (Brown y Lomolino 1998), también existen islas oceánicas con endemismos importantes de varios niveles taxonómicos, entre las que destacan Guadalupe, el archipiélago Revillagigedo y las rocas Alijos. Asimismo, el aislamiento geográfico de las islas oceánicas que lo componen le confiere características singulares que representan un patrimonio natural de gran importancia para la humanidad. En el archipiélago Revillagigedo existe un alto grado de endemismo (30%) de las especies terrestres y marinas que resaltan su importancia biológica y ecológica, motivo por el cual han sido consideradas reserva de la biosfera (Friscione 2005). El ambiente marino que las rodea tiene una particular riqueza en cuanto a biodiversidad, por tratarse de una zona que recibe la influencia de la región tropical y la transición templado tropical del Pacífico mexicano, además de cierta influencia de la región indopacífica.

Las islas del Golfo de California son reconocidas, por la comunidad científica internacional, como uno de los ecosistemas insulares ecológicamente menos perturba-

dos del mundo y de los pocos laboratorios naturales aún existentes. Su aislamiento y sus procesos naturales permiten probar teorías concernientes a las formas de evolución, tasas de extinción y colonización de especies, así como sobre las relaciones entre las especies y su adaptación a los ambientes insulares.

Desde que dieron comienzo las grandes exploraciones y colonizaciones, los humanos han ocupado de manera temporal o permanente las islas de todos los océanos; en muchos casos, las especies que ocupan las islas han sido afectadas por esta presencia (Sánchez *et al.* 2000). En consecuencia, la causa principal de la mayoría de las extinciones de especies y subespecies de islas en el mundo (67%) se atribuye a las especies introducidas (Diamond 1989). Así pues, la amenaza más seria para las islas de todo el mundo es la introducción de flora y fauna exóticas. De las 484 extinciones de especies reportadas desde el siglo XVII en el mundo, 363 (75%) han sido especies endémicas de islas (Groombridge 1992) y, de éstas, 67% son atribuidas a las especies introducidas (Diamond 1989).

Las islas del Pacífico mexicano son ricas en endemismos, principalmente de cactáceas, reptiles y mamíferos. Asimismo, el interés en ellas radica en la presencia de ecosistemas particulares en buen estado de conservación ecológica. Estas islas tienen también gran importancia por sus colonias de anidación de aves marinas, poblaciones de lobos marinos, vegetación de grandes cactus y especies de reptiles endémicos.

En realidad, la diversidad de peces en las aguas adyacentes a estas islas es muy alta, debido a los diferentes tipos de ambientes que se pueden encontrar en sus costas: manglares, arrecifes rocosos someros, fondos arenosos y rocosos, cantiles que llegan a zonas de gran profundidad y bajos oceánicos. Históricamente estas islas han estado protegidas por su aridez y su aislamiento en una de las regiones menos pobladas de México. Sin embargo, en los últimos 60 años, la población humana se ha incrementado sensiblemente, y los recursos marinos en las aguas continentales han disminuido, lo que ha implicado un aumento en el aprovechamiento de las islas. Los visitantes pueden introducir especies exóticas de manera intencional (mascotas o alimento), o accidental (entre la carga pueden esconderse ratones, insectos y semillas). Adicionalmente a los efectos directos, las especies introducidas causan numerosos efectos indirectos que pueden traer graves consecuencias para las comunidades y ecosistemas de las islas, alterando su equilibrio natural (Elton 1958; Moors 1985; Mooney y Drake 1986; Cushman 1995).

4.4 Ecosistemas acuáticos epicontinentales

Los ríos son sistemas dulceacuícolas que presentan un movimiento constante unidireccional sobre la superficie terrestre; forman parte del ciclo hidrológico, y se reabastecen de agua a lo largo del año con la precipitación pluvial y los escurrimientos superficiales, los mantos freáticos y el deshielo de las montañas altas. De toda el agua en el planeta, solo 0.0001% corresponde a los ríos, que a lo largo de la historia han sido significativos en el establecimiento de importantes civilizaciones, y en consecuencia los primeros en recibir los desechos de las diferentes actividades humanas.

4.4.1 Los sistemas de corrientes

Las aguas con flujo o sistemas lóticos (arroyos y ríos) son una de las fuerzas erosivas sobre la superficie terrestre que ha ejercido su acción a lo largo de miles de millones de años; su hábitat presenta cambios frecuentes y rápidos, reflejándose en variaciones de cantidad y calidad del agua y, consecuentemente, en la composición y abundancia de sus comunidades biológicas. Los cambios ambientales y biológicos en los ríos son más rápidos y menos predecibles que en los lagos (Whitton 1975). El reconocimiento de los ríos y arroyos como fundamentales para la existencia humana y para la biodiversidad global se ha reflejado en diferentes países en el interés por proteger los sistemas de corrientes y en la creciente legislación y políticas de manejo específicamente dirigidas a su protección o restauración. No obstante que en las últimas dos décadas ha habido un progreso evidente en el manejo adecuado de los ríos, el crecimiento de las actividades antropogénicas que los afectan es mayor y continuo en los sistemas de corriente de todo el mundo.

En general, más de 85% de las ecorregiones hidrológicas de Latinoamérica y el Caribe están consideradas como críticas, en peligro o vulnerables. Si se las compara con las ecorregiones terrestres, de las cuales 60% se consideran en estado crítico, en peligro o vulnerables, resulta evidente que los ecosistemas de aguas epicontinentales han sido sustancialmente más perturbados que los terrestres.

En México existen alrededor de 50 ríos principales (Fig. 4.5), cuyas cuencas de captación se encuentran en las vertientes del Océano Pacífico y del Atlántico (Golfo de México y Mar Caribe), y en la vertiente interior, cuyos ríos generalmente desembocan en lagos interiores (INEGI



Figura 4.5 Principales ríos de México (INEGI 1997).

1997). En la vertiente del Pacífico destacan las cuencas de los ríos Yaqui, Fuerte, Mezquital, Lerma-Santiago y Balsas, y en la del Golfo de México las de los ríos Bravo, Pánuco, Papaloapan, Grijalva y Usumacinta.

La abundancia en número y caudal de los ríos de México es regida principalmente por la heterogeneidad de las condiciones topográficas, fisiográficas y climáticas. Cerca de 65% del país es terreno montañoso; de acuerdo con la distribución geográfica de temperatura ambiental y del régimen de lluvias, 31% es desértico y árido, 36% semiárido y 31% subhúmedo y húmedo. El territorio de México está ubicado en ambos lados del Trópico de Cáncer, al igual que las zonas de los grandes desiertos del hemisferio norte. La mayor parte de los asentamientos humanos, de las instalaciones industriales y de las áreas agrícolas de riego, presentan condiciones de aridez o semiaridez, ya que únicamente reciben 1/3 del escurrimiento superficial; en contraparte, el resto del país es, como ya se dijo, húmedo o subhúmedo. Entre las 320 cuencas hidrográficas que posee México, se encuentran más de 14 000 cuerpos de agua, en su mayoría artificiales, 83.5% son menores de 10 hectáreas y también 70 lagos naturales, con superficies mayores de 10 hectáreas (Arredondo y Aguilar 1987; García-Calderón y de la Lanza-Espino 2002; García-Calderón *et al.* 2002).

Las mayores cuencas exorreicas de México son las de los ríos Grande de Santiago, Lerma, Balsas y Papaloapan. Entre las endorreicas están las de Magdalena, Villa Corona, San Marcos, Atotonilco, Sayula, Zapotlán (Jalisco); Guadalupe, Jaripo, Magdalena, Tocumbo, Zacapu, Zirahuén, Cuitzeo, Pátzcuaro (Michoacán); los restos de los lagos de Xochimilco, Texcoco, Tlalocan y Chalco (Valle de México); los lagos de Apan (Hidalgo); Tecuitlapa, Atexcac, Aljojuca, Quechulac, La Preciosa, Alchichica, conocidos como Axalapaxcos (Llanos de San Juan, Puebla) (West 1964; Tamayo y West 1964; Tamayo 1984; Vidal *et al.* 1985; Arredondo y Aguilar 1987; Guzmán 1990; Arredondo 1995; de la Lanza-Espino y García-Calderón 1995; Torres-Orozco y Pérez 1995).

La Faja Volcánica Transmexicana, en el límite de dos grandes placas tectónicas, la de Norteamérica y la de Cocos (Tricart 1985), es una verdadera barrera física que divide en dos porciones el país por su ubicación, forma, altitud, orientación e historia geológica (Bassols 1976); puede considerarse como límite físico entre Norte y Centroamérica (Tamayo 1984) y separa las dos grandes provincias biogeográficas, Neártica y Neotropical (Álvarez y de Lachica 1974). Su ubicación entre los paralelos 19° y 20° de latitud norte determina su extensión en la mayor parte de los estados del centro de México (INEGI 1991). Desde un punto de vista biogeográfico, la región de la Faja Volcánica Transmexicana recibe el nombre de Provincia Biótica Volcánica Transversal. Está bien caracterizada por tres aspectos fisiográficos: una altitud de más de 1 500 m, en su mayor parte; un número considerable de depósitos lacustres, y, por último, el vulcanismo activo que ha configurado los procesos orogénicos. Estas características hacen de la región una de las más variadas en lo que se refiere a tipos de climas y vegetación (Álvarez y de Lachica 1974). Presenta algunas de las comunidades vegetales acuáticas de agua dulce y de clima templado más extensas e importantes del país, representadas tanto por micro y macroalgas, como por plantas superiores. En general, la línea divisoria de las regiones Neártica y Neotropical no se sigue estrictamente a lo largo de la cordillera: empieza al norte de Mazatlán, bordea por el sur la propia Faja y la depresión del Balsas, el norte de los valles centrales de Oaxaca, la vertiente exterior de la Sierra Madre Oriental en Veracruz y termina en el norte de Tampico, constituyendo una zona de transición (Bassols 1976).

Miller (1986) reporta 500 especies de peces dulceacuícolas para México, agrupados en 47 familias. Espinosa Pérez *et al.* (1993) registran un total de 506 especies. Guzmán (1990), para el occidente de México en el Eje Neovolcánico (Nayarit, Jalisco, Guanajuato y Michoacán), menciona 98 especies. En México se encuentra 60% de los peces de agua dulce de Norteamérica y 6% del total mundial. De las siete familias con mayor número de especies endémicas, cinco se encuentran en la zona: Petromizontidae (lampreas), Goodeidae (godeidos), Cyprinidae (carpas), Atherinidae (charales y pescados blancos) y Poecilidae (pecílidos); las dos primeras son exclusivas del área. El endemismo es alto en la cuenca Lerma-Santiago (66%) y un poco menor en la cuenca del Ameca (32%) y del Duero (15%) (Espinosa Pérez *et al.* 1993). Sánchez (1994) menciona que 14 especies de peces de agua dulce han desaparecido de México y dos han sido extirpadas (solo existen en otro país). Por su parte, Contreras-Balderas *et al.* (2003) señalan 168 especies de peces en riesgo en aguas dulces y 25 extintos. Sin embargo, de acuerdo con la Norma Oficial Mexicana (Semarnap 1994) NOM-059-ECOL-1994 hay 139 especies de peces de agua dulce en México que están amenazadas (A+) o en peligro de extinción (P+), de las cuales 20 (14.4%) se encuentran en la región del Eje Neovolcánico. La presencia de las lampreas y de los aterínidos recuerda el origen marino de esta peculiar fauna acuática en proceso de extinción.

Los ecosistemas acuáticos de la Faja Volcánica Transmexicana son una parte vital de la ruta central de las aves migratorias que vienen de Canadá y de Estados Unidos. Entre las familias de aves migratorias y residentes presentes están: Podicipedidae, Anatidae, Ardeidae, Rallidae, Pelecanidae, Phalacrocoracidae, Threskiornithidae, Recurvirostridae, Jacanidae, Scolopacidae, Phalaropodidae, Laridae y Alcedinidae. En Chapala hiberna una comunidad muy importante de pelícanos blancos (*Pelecanus erythrorynchus*) y en Sayula otra de gansos blancos (*Chen caerulescens*).

La precipitación total anual en nuestro país es de 1.5 billones de metros cúbicos, con una precipitación media estimada en 775 mm anuales y un escurrimiento medio aproximado de 350 000 millones de metros cúbicos en las 320 cuencas hidrográficas (Arreguín-Cortés *et al.* 2004); gran parte de la precipitación se pierde por evapotranspiración (60-72%) o por infiltración (10-20%). Del promedio de agua disponible, de 410 a 420 millones de metros cúbicos, entre 10 y 28% llega a los ríos (Alcocer 2002; Aldama 2002; López Hernández 2007). México es un país de un nivel intermedio en la disponibilidad anual de agua por habitante, pero con un delicado equilibrio entre la disponibilidad y la demanda; hasta hace pocos años se tenía una disponibilidad natural de 4 986 m^3/año/habitante, y se estimaba que para 2025 sería de 2 745 m^3 (Shiklomanov 2002). Del caudal anual, 60% proviene de los ríos Usumacinta, Grijalva, Papaloapan, Coatzacoalcos, Pánuco, Balsas y Santiago, cuyas cuencas en conjunto ocupan 27% del área nacional, aproximadamente.

Existen más de 4 200 presas, de las cuales 667 son de gran capacidad (profundidad > 20 m). Se cuenta con una capacidad de almacenamiento de alrededor de 180 km^3 (38.1%), lo que permite regular un volumen de 84 km^3 (20%) del total anual disponible de 420 km^3. La mayoría de los ríos más caudalosos se encuentran parcial o totalmente regulados mediante presas de propósitos múltiples.

En el caso de las aguas continentales se tienen identificadas 110 regiones hidrológicas prioritarias (RHP), de las cuales 75% están consideradas áreas de alta riqueza biológica. En cerca de 70% de las RHP existen amenazas serias a su biodiversidad y en 26% la información es muy limitada. El principal problema es la sobreexplotación de este recurso, lo que ocasiona una disminución en la cantidad del líquido disponible, la desertificación, el deterioro de los sistemas acuáticos, su contaminación, eutrofización y la introducción de especies exóticas a los cuerpos de agua, que desplazan a las especies nativas en todo el país y reducen la diversidad biológica (Contreras-Balderas 1999; Arriaga *et al.* 2000). En las cuencas de los ríos Pánuco, Lerma, San Juan y Balsas se recibe 50% de las descargas de aguas residuales del país. Los acuíferos más contaminados se localizan en la Comarca Lagunera, el Valle de México, la región del Bajío y el Valle del Mezquital, como resultado de los lixiviados de los agroquímicos. En cuanto a los 19 km^3 de aguas residuales que generan al año la agricultura de riego, la industria y la población, escasamente 0.95 km^3 (5%) recibe algún tipo de tratamiento. Algunos de los contaminantes de estas aguas son materia orgánica, agroquímicos y en algunos casos metales pesados (Fig. 4.6). Los procesos de deforestación también contribuyen ampliamente a la degradación de la calidad del agua en las cuencas (Arreguín-Cortés *et al.* 1996).

Las ecorregiones hidrológicas prioritarias más importantes para la conservación son los ríos Bravo, Conchos, San Juan, Pánuco, Coatzacoalcos y Grijalva-Usumacinta, la cuenca alta del río Verde, Cuatrociénegas, los llanos de El Salado, el Lago de Chapala, el sureste de Veracruz, Catemaco y Yucatán (Fig. 4.7). Todas estas ecorregiones están consideradas en peligro o vulnerables y requieren acciones urgentes para su conservación. Entre las regiones con estatus crítico y en peligro, cuya conservación es prioritaria a escala regional, se encuentran el Delta del Río Colorado, las costas de Sonora y Sinaloa, el Complejo Guzmán, el Bolsón de Mapimí, los ríos Salado, Santiago, Lerma, Balsas, Ameca y Tehuantepec. Estas regiones se encuentran gravemente afectadas, por lo que las acciones de conservación deben darse en un ámbito regional (Arriaga *et al.* 2000). Según Contreras-Balderas (2008), el caso más trágico es el de la cuenca del Río Bravo, que no descargó agua en el Golfo de México entre 2002 a 2005 por su sobreexplotación, además de estar invadido por alrededor de 100 especies de la cuenca baja de este río hasta alcanzar Chihuahua, incluyendo numerosas especies marinas que llegan a los 100 km más allá de la zona de influencia mareal (Contreras-Balderas *et al.* 2003).

Los ríos con más diversidad de peces son el Pánuco (75 especies, 30% endémicas), Lerma-Santiago (57 especies, 58% endémicas), Coatzacoalcos (53 especies, 13% endémicas) y Papaloapan (47 especies, 21% endémicas). Algunos de los sistemas lacustres más importantes por su biodiversidad y alto número de endemismos conocidos son el Lago de Chapala, los lagos-cráter de la Cuenca de Oriental (Puebla), el Lago de Catemaco, la Laguna de Chichankanab y el Lago de la Media Luna. Cuatrociénegas, en el estado de Coahuila, es un sitio particularmente importante, ya que en esta pequeña zona viven 12 especies de crustáceos (la mitad endémicas), 33 de moluscos, 16

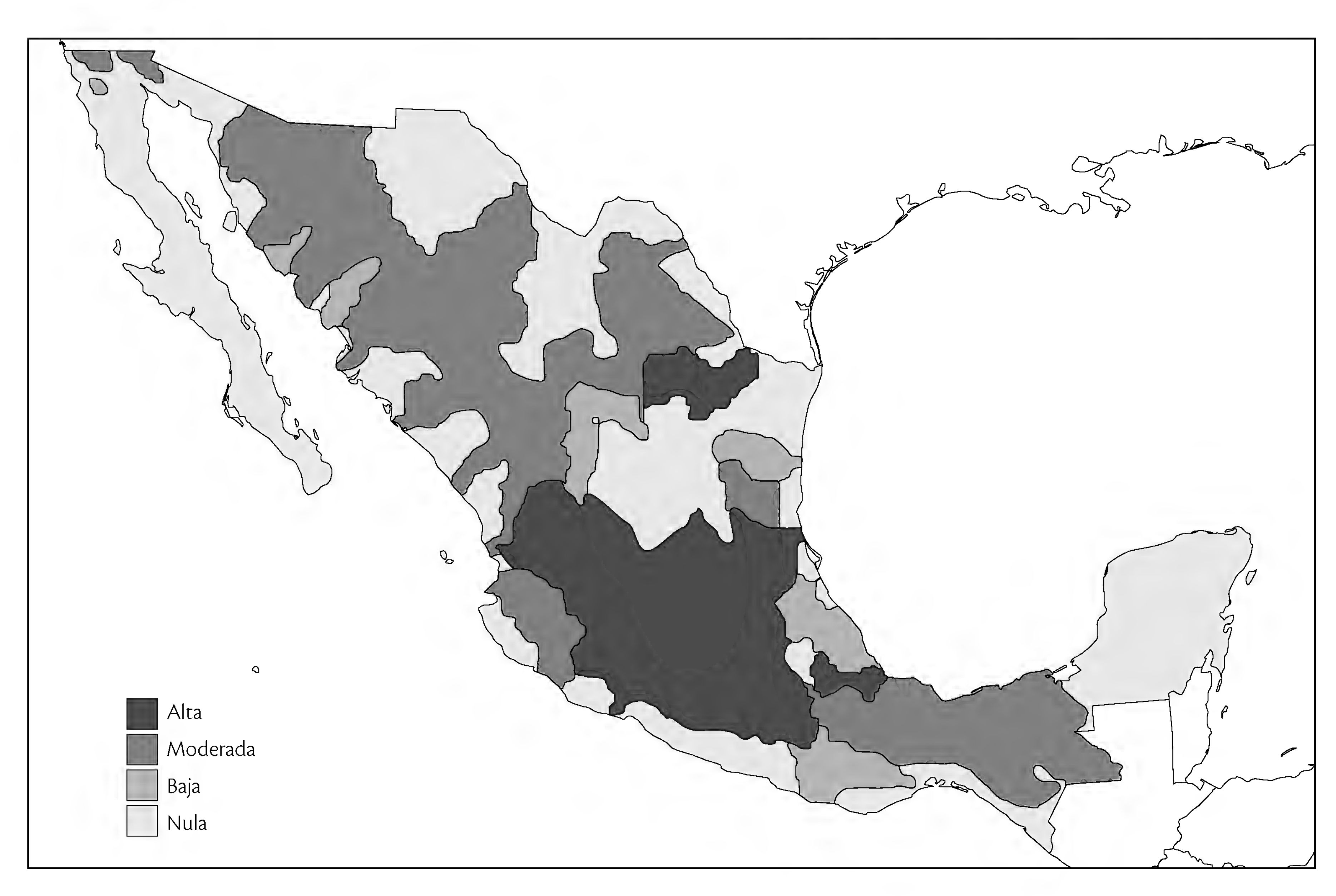


Figura 4.6 Contaminación orgánica (CNA 2004).

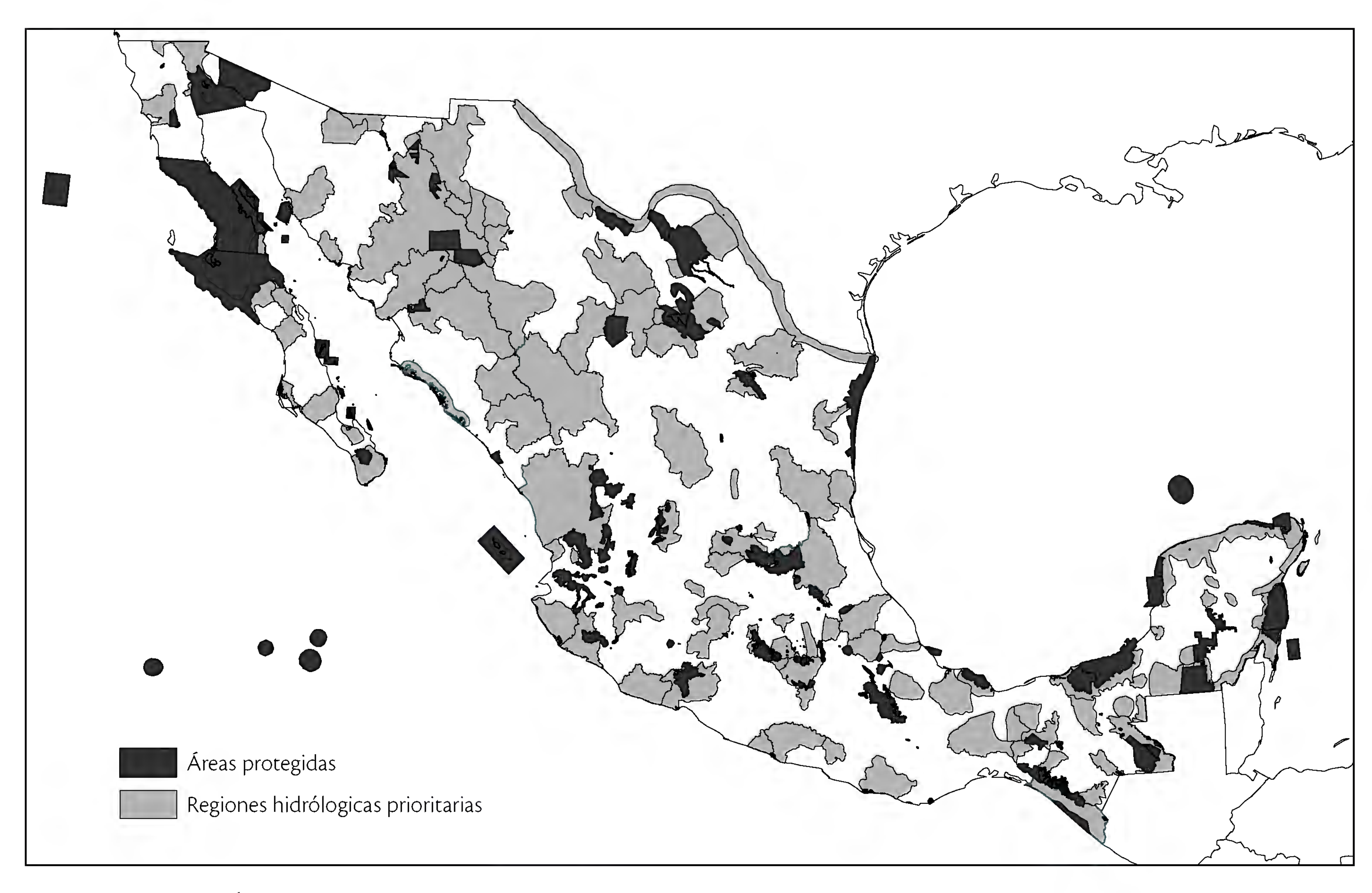


Figura 4.7 Áreas naturales protegidas (Conanp 2008) y regiones hidrológicas prioritarias (Arriaga *et al.* 2000).

de peces, la mayoría endémicas y en peligro de extinción (Arriaga *et al.* 2000; Contreras-Balderas 2000). La Conabio, en su programa de especies invasoras, reporta 74 especies de peces pertenecientes a 15 familias. En las 172 presas y lagos principales del país se tienen registradas las capturas de 108 especies dulceacuícolas sujetas a explotación: 97 especies de peces, tres de anfibios, cinco de crustáceos, una de insectos, una de moluscos y una de "gusanos" (DOF 2004).

Como en otras partes del mundo, la acuicultura incluye actividades de repoblación, en ambientes naturales y artificiales, de crías y juveniles de peces criados en centros piscícolas. La acuicultura extensiva en México se ha desarrollado exitosamente con efectos positivos sobre la captura pesquera en aguas continentales, donde los embalses son compartidos con productores que utilizan jaulas y encierros para la engorda de tilapias, bagres y otras especies de valor comercial. Los recursos que pueden aprovecharse mediante la acuicultura incluyen 26 especies de peces dulceacuícolas (nueve nativas, 14 introducidas y tres híbridas), seis de crustáceos dulceacuícolas (cuatro nativos y dos introducidos) y seis especies de anfibios (cinco nativas y una introducida) (DOF 2004).

4.5 Impactos y vulnerabilidad de los ecosistemas

Entre los problemas principales que atañen a las zonas costeras de México se encuentran, por un lado, la pérdida del hábitat en zonas intermareales, dunas o acantilados, debida a la deforestación, al cambio de uso de suelo para desarrollos urbanos, portuarios y turísticos, la minería o la extracción de materiales utilizados como relleno en la construcción; por otro, la desaparición o disminución de humedales a causa de cambios en el uso de suelo o por azolvamiento o sedimentación, producto de la alteración de los cauces cuenca arriba (presas, deforestación).

En estas zonas existe un riesgo mayor para los asentamientos humanos ante fenómenos naturales catastróficos, dado su emplazamiento en zonas inundables y por la eliminación o el deterioro de la vegetación ribereña que estabiliza el sustrato y previene las avenidas, además del deterioro del paisaje y la calidad del agua, la posibilidad de incendios y de conflictos entre los sectores agropecuario, turístico, industrial, pesquero, acuícola y minero, y problemas de delimitación, de regularización y de inspección y vigilancia, debido a la ocupación irregular de la zona federal marítimo-terrestre.

Los ecosistemas costeros son los más amenazados por la actividad antropogénica, debido a los efectos de la actividad industrial, agrícola, turística, pesquera y minera, y por las descargas de desechos urbanos, aguas negras y residuos industriales peligrosos. Los humedales, por ejemplo, se encuentran entre los ecosistemas más afectados por las actividades del hombre, tanto de manera directa como indirecta. Esta afectación está llevando a una pérdida de servicios ambientales de gran importancia para la sociedad. Las tendencias de deterioro van en aumento y las medidas tomadas aún son insuficientes.

Desafortunadamente, en toda la zona costera el común denominador es el elevado grado de contaminación del agua. En comparación, los ecosistemas más contaminados están en la región del Golfo de México; sin embargo, las regiones costeras del Pacífico también están seriamente amenazadas por el desarrollo (turístico, industrial y acuícola) no sustentable que se está dando en todo el litoral mexicano. Además del impacto local o regional, ahora existe la amenaza del cambio climático potencial, cuyos efectos (calentamiento y elevación del nivel del mar) afectarán a todos los ecosistemas costeros. Pareciera que el litoral de México está muriendo silenciosamente, sin que la voluntad política o la participación social puedan detener este deterioro y posible pérdida.

4.6 Prioridades de investigación

Existe en nuestro país una importante carencia de información sistemática sobre diferentes temas relacionados con los océanos y las costas; adicionalmente, la información que existe se encuentra dispersa, sectorizada, y muchas veces acotada a una cobertura local o micro-regional. A continuación se enuncian algunas de las prioridades de investigación que sería urgente atender:

- Establecer la importancia de la investigación inter, multi y transdisciplinaria para el manejo integrado de las zonas costeras.
- Definir una estrategia que permita consolidar la investigación en el tema, mediante la coordinación con y entre los centros de investigación y promover la creación de redes para compartir y difundir la información.
- Propiciar la toma de decisiones informada con base en la mejor evidencia científica y técnica, esto es la integración conocimiento científico-manejo.
- Conocer cómo funcionan e interactúan realmente todos los componentes biológicos y físicoambientales

que conforman un manglar, para integrar esa información al ecosistema entero.

- Realizar la descripción, el inventario y el mapeo de los humedales.
- Promover la investigación interdisciplinaria y mejorar el proceso de gestión de los ecosistemas de la zona intermareal y de dunas.
- Para los pocos ecosistemas del país de los cuales existe información sobre flujos de carbono, nitrógeno y fósforo, las investigaciones suelen ser puntuales en el espacio o en el tiempo, y con frecuencia el conocimiento es incompleto como para poder tener una imagen integral de los procesos y almacenes que controlan dichos flujos: urge desarrollar estos temas en todo el país.
- Iniciar estudios integrales y sistemáticos de las lagunas costeras, estableciendo, incluso, algunos sitios para su monitoreo a largo plazo (por ejemplo, contar con sitios de investigación ecológica de largo plazo en el medio marino).
- Restaurar zonas de manglar, para lo cual es necesario comprender la demografía y estructura de las comunidades, así como su fisiología, fenología, dispersión y reclutamiento, y precisar en qué medida el clima, la hidrología y las características del suelo determinan su dinámica.
- Analizar la respuesta del ecosistema de manglar a los cambios ambientales, tanto naturales como antropogénicos, e identificar su potencial de uso, con base en sus atributos estructurales: bondades y limitaciones del manejo, capacidad de extracción contra regeneración.
- Conocer la biomasa, estrategias de reproducción y crecimiento de las macroalgas en relación con los parámetros oceanográficos y biológicos que las afectan. Es necesario un enfoque sobre los mecanismos e interacciones del ecosistema (no solo de una especie), que comprenda los varios niveles temporales y espaciales de los fenómenos oceanográficos que influyen, desde eventos de alta frecuencia como ondas internas (minutos) hasta eventos de baja frecuencia como ENSO (años) o PDO (décadas).
- Incrementar el esfuerzo en estudios que permitan conocer el papel ecológico de las macroalgas, particularmente en sistemas lagunares del Golfo de México, del Golfo de Tehuantepec y del Mar Caribe. Desde el punto de vista ecológico y de sustentabilidad, sería prioritario el estudio de algas capaces de formar mantos.
- Los análisis de redes tróficas y de la ecología funcional ofrecen una visión nueva sobre los arrecifes de coral: ambos deben explorarse con mayor profundidad, ya que ofrecen información fundamental para el planteamiento de estrategias de conservación no solo de la estructura sino también de la función del sistema.
- Determinar el papel de los ecosistemas coralinos en el flujo de carbono océano-atmósfera, que es fundamental, ya que su estructura está basada en $CaCO_3$, por lo que es impostergable llevar a cabo estudios *in situ*.
- En las investigaciones sobre los ecosistemas limnéticos, es importante definir un criterio en cuanto a la unidad básica de estudio: ecorregión, región, cuenca hidrográfica o cuenca hidrológica, o al menos establecer las relaciones entre ellas.
- La conservación y rehabilitación de los cuerpos de agua y de su biodiversidad acuática es una prioridad nacional ante la crisis ambiental que ha enfrentado el país en las últimas décadas.
- El establecimiento de prioridades requiere una regionalización que, tomando en cuenta diferentes criterios, sea utilizada cada vez más en el contexto ambiental con fines de planeación, manejo y conservación de los ecosistemas y sus recursos.
- Es necesario hacer uso de regionalizaciones que permitan estudiar por partes y de una manera ordenada y jerárquica, en relación con el resto del territorio nacional, las características ecológicas (geomorfológicas, climáticas, biológicas y otras) que influyen en la disponibilidad de agua en la cantidad y la calidad y con la temporalidad que los diferentes sectores de la sociedad requieren.

4.7 Retos para la toma de decisiones

La problemática de la zona costera ha sido abordada por la gestión pública de manera desarticulada, y los esfuerzos institucionales para manejar la franja costera han sido planteados desde visiones sectoriales aisladas. De este modo, los planes y programas vinculados a la zona costera se encuentran dispersos en distintas instituciones públicas, sin articulación evidente. Asimismo, la información científica existente sobre nuestros océanos y costas es heterogénea y fragmentaria debido a que ha sido generada para cumplir objetivos parciales y dispersos.

Las regiones costeras de México son un mosaico de procesos y ecosistemas, interrelacionados con los sistemas productivos en mayor o menor medida. Es urgente por lo tanto implementar un enfoque de "manejo integrado de ecosistemas", como ha sido planteado recientemente en foros internacionales. Tal manejo busca lograr

la sustentabilidad intergeneracional de los bienes y servicios que brindan los ecosistemas mediante el mantenimiento de su estructura y función y de los procesos que dependen de estos. El enfoque representa un cambio de paradigma al pasar de una visión de enfoques temáticos sectoriales de corto plazo y de manejo monoespecífico, a una visión de manejo integral que reconozca las conexiones entre los sistemas biológicos y los sistemas económicos y sociales como parte de los ecosistemas mismos, con características emergentes por medio de las escalas de estudio y temporalmente hacia el largo plazo.

Asimismo, esta visión implica la interdisciplinariedad en los programas de investigación de los ecosistemas y los procesos productivos, así como una transversalidad en términos de la gestión ambiental y la coordinación interinstitucional, a fin de dotar de un marco de gobernanza que involucre y responsabilice a toda la sociedad en su conjunto.

La zona costera de México debe considerarse una zona prioritaria y su gestión debe abordarse integralmente como un tema de seguridad nacional, que incluya los riesgos por fenómenos naturales y la vulnerabilidad de la población frente a estos, así como de autosuficiencia alimentaria, manejo hídrico y soberanía, entre otros, impulsando una política ambiental nacional sobre océanos y costas que proporcione las bases para su desarrollo sustentable.

Hay tres problemas principales que enfrentan los tomadores de decisiones: un limitado conocimiento del funcionamiento de los ecosistemas y de la dinámica de los recursos acuáticos, una mala organización para administrar los recursos, y una capacidad limitada para integrar prioridades relativas a los ambientes acuáticos al elaborar las políticas públicas apropiadas para un manejo sustentable de los mismos. El conocimiento incipiente sobre el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos y sus recursos resulta en una pérdida de oportunidades para el desarrollo socioeconómico integral (productos, servicios y empleos) de los estados costeros y del país en general. La reducida infraestructura de administración se traduce en una falta de producción a niveles altos y sostenidos; y la poca capacidad para integrar las prioridades en políticas públicas apropiadas causa conflictos y efectos negativos en la economía y la sociedad, y por ende en el ambiente. En última instancia, además de la sociedad, el perdedor es el capital natural del país, esto es, la conocida "tragedia de los bienes comunes". Para promover un desarrollo sostenible que garantice el patrimonio ecológico para generaciones futuras se necesitan investigaciones orientadas al conocimiento y cuantificación, en detalle, de los procesos físicos, químicos, biológicos, y por lo tanto ecológicos, responsables de los flujos de materiales y energía. Esto implica la participación multi e interdisciplinaria de gran número de especialistas, tanto en aspectos básicos como aplicados. Asimismo, se requiere cuantificar el impacto de la actividad pesquera y de la actividad industrial, determinar la capacidad de carga y grado de deterioro de los ecosistemas, evaluar y controlar el crecimiento poblacional, diversificar las actividades productivas, cuantificar y aprovechar recursos naturales alternativos a los ya explotados, realizar estudios de monitoreo ecológico, entre otras actividades de investigación. La información obtenida como resultado de este tipo de investigaciones es una base para la toma de decisiones adecuada en el manejo de los recursos naturales de nuestro país. Los ecosistemas marinos son complejos, ecológicamente sensibles, extremadamente vulnerables, y están sujetos con frecuencia a presiones ignoradas. Al observar su funcionamiento vemos que están en riesgo la extinción de especies, la pérdida de hábitat y la destrucción de corredores biológicos, todo lo cual puede comprometer seriamente los procesos que sustentan la vida en el planeta.

4.8 Legislación

La Constitución Política de los Estados Unidos Mexicanos establece en su artículo 27 que las aguas nacionales son bienes del dominio público, inalienables, imprescindibles e inembargables, y en la Ley de Aguas Nacionales (aprobada en marzo de 2008; DOF 2008) se señala que son de observancia general en todo el territorio sus disposiciones de orden público e interés social, que tienen por objeto regular la explotación, uso y aprovechamiento del agua, su distribución y control, así como la preservación de su calidad y cantidad para lograr su aprovechamiento integral sustentable. La explotación, uso o aprovechamiento de aguas nacionales sólo podrá realizarse por particulares mediante concesiones que otorga el Ejecutivo Federal, de acuerdo con las reglas y leyes pertinentes. La Comisión Nacional del Agua, órgano desconcentrado, se encarga de regular las disposiciones de esta Ley y su Reglamento. Incluye diversos usos del agua: urbano, agrícola, industrial y de conservación ecológica. La Ley de Aguas Nacionales observa el siguiente orden de prelación de usos del agua para la concesión y asignación de la explotación, uso o aprovechamiento de aguas superficiales y del subsuelo: doméstico, público urbano, pecuario, agrícola, para la conservación ecológica y generación de energía eléctrica para servicio público e industrial.

En lo que concierne a aspectos más relacionados con el ambiente, esta Ley, previos estudios técnicos, decretará el establecimiento de zonas reglamentadas, zonas de veda o reservas de agua. Asimismo, el Ejecutivo Federal podrá declarar zonas de desastre aquellas cuencas o regiones hidrológicas que, por circunstancias naturales o causadas por el hombre, presenten o puedan presentar riesgos irreversibles para algún ecosistema. Esta Ley aborda lo correspondiente a las responsabilidades y sanciones administrativas, penales o civiles que procedan en caso de daño ambiental, y por medio de la Comisión Nacional del Agua (CNA), con el apoyo de los Organismos de Cuenca, se instrumentará la reparación del daño causado por extracciones o descargas de agua.

La CNA queda a cargo de la administración de los siguientes bienes nacionales: las playas y zonas federales, en la parte correspondiente a los cauces de corrientes; los espacios ocupados por los vasos de lagos, lagunas, esteros o depósitos naturales cuyas aguas sean propiedad nacional; las riberas o zonas federales contiguas a los cauces de las corrientes y a los vasos o depósitos; los terrenos de los cauces y los de los vasos de lagos, lagunas o esteros, descubiertos por causas naturales o por obras artificiales; las islas que existen o que se formen en los vasos de los lagos, lagunas, esteros, presas y depósitos o en los cauces de corrientes propiedad nacional; las obras de infraestructura hidráulica financiadas por el gobierno federal, como presas, diques, vasos, canales, bordos, zanjas y demás, construidas para la explotación, uso, aprovechamiento, control de inundaciones y manejo de aguas nacionales. De manejos inadecuados resultarán las infracciones y sanciones administrativas correspondientes.

En el Reglamento de la Ley de Aguas Nacionales se señala también la regulación en materia de preservación de las aguas de las zonas marinas mexicanas, que se definen como tales en el artículo 3º de la Ley Federal del Mar. Existen además otras leyes que tienen injerencia directa o indirecta en la administración del agua, como la Ley Agraria, Ley Federal sobre Metrología y Normalización, Ley Federal de Derechos y Obras Públicas Federales de Infraestructura Hidráulica, o como la Ley General del Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente (LGEEPA), específicamente orientada para la protección del ambiente (agua, flora y fauna).

La Comisión Nacional del Agua tendrá a su cargo la elaboración de las normas oficiales mexicanas pertinentes y ejercerá las facultades en materia de control de la contaminación del agua conforme lo establecido en la Ley y su Reglamento, así como en la LGEEPA.

Referencias

Abarca, F.J. 2008. Definición e importancia de los humedales, en F.J. Abarca y M. Herzig (eds.), *Manual para el manejo y conservación de los humedales en México.* Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM-Semarnat-Dumac-Arizona Game and Fish Department, México, pp.1-34.

Alcocer, J. 2002. Surface water —Major challenges in Mexico. *LakeLine* **22**:28-31.

Aldama, A. 2002. Water resources in Mexico. *LakeLine* **22**: 12-19.

Álvarez, T., y F. de Lachica. 1974. Zoogeografía de los vertebrados de México, en *El escenario geográfico II. Recursos naturales.* Secretaría de Educación Pública-Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, pp. 219-332.

Arredondo, J.L. 1995. Los axalapascos de la Cuenca Oriental, Puebla, en G. de la Lanza-Espino y J.L. García Calderón (comps.), *Lagos y presas de México*. Centro de Ecología y Desarrollo, A.C., México, pp. 65-88.

Arredondo, J.L., y C.D. Aguilar. 1987. Bosquejo histórico de las investigaciones limnológicas realizadas en lagos mexicanos, con especial énfasis en su ictiofauna, en A.S. Gómez y V.F. Arenas (eds.), *Contribuciones en hidrobiología. Memoria de la Reunión "Alejandro Villalobos".* Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 113-123.

Arreguín-Cortés, F.I., A.K. Biswas y A.R. Talavera. 1996. *Fortalecimiento de las capacidades institucionales del subsector agua en México*. Comisión Nacional del Agua-Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Morelos.

Arreguín-Cortés, F.I., P.F. Martínez Austria y V. Trueba López. 2004. El agua en México. Una visión institucional, en B. Jiménez y L. Marín (eds.), *El agua en México vista desde la academia.* Academia Mexicana de Ciencias, México, pp. 251-270.

Arreola-Lizárraga, A., F.J. Flores-Verdugo y A. Ortega-Rubio. 2004. Structure and litterfall of an arid mangrove stand on the Gulf of California. *Aquatic Botany* **79**:137-143.

Arriaga, C.L., S.V. Aguilar y D.J. Alcocer. 2000. *Aguas continentales y diversidad biológica de México.* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Bassols, A. 1976. *Geografía económica de México*. Trillas, México.

Brown, J.H. y M.V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland.

Calderón Aguilera, L.E., y H. Reyes Bonilla. 2005. Arrecifes, una interacción de bella complejidad. *Ciencia y Desarrollo* **30**:7-11.

Camacho-Ibar, V.F., J.D. Carriquiry y S.V. Smith. 2003. Non-conservative P and N fluxes and net ecosystem production in San Quintin Bay, Mexico. *Estuaries* **26**:1220-1237.

Carricart Ganivet, J.P., y G. Horta Puga. 1993. Arrecifes de coral en México, en S.I. Salazar Vallejo y N.E. González (eds.), *Biodiversidad marina y costera de México.* Conabio-Ciqro, México, pp. 81-92.

Castañeda López, O., y F. Contreras Espinosa. 2003. El centro de documentación "Ecosistemas Litorales Mexicanos" como herramienta de diagnóstico. *Contactos* **48**:5-17.

Clark, J.R. 1996. *Coastal zone management handbook.* CRC Lewis Publishers, Nueva York.

cna. 2004. *Estadística del agua en México.* Comisión Nacional del Agua, Semarnat, México.

Conabio. 2008a. *Manglares de México.* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Conabio. 2008b. *Distribución de manglares en México.* Escala 1:50 000, México. Extraído del proyecto DQ056: J. Acosta-Velázquez y M.T. Rodríguez-Zúñiga. 2007. Programa de monitoreo de los manglares de México a largo plazo: primera etapa, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Conanp. 2008. Áreas Naturales Protegidas federales de México. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Morelia.

Conanp-Conabio. 2007. *Mapa anp para los análisis de vacíos y omisiones en conservación.* Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Contreras, F. 2005. Humedales costeros mexicanos, en F.J. Abarca y M. Herzig (eds.), *Manual para el manejo y la conservación de los humedales en México*. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca-U.S. Fish & Wildlife Service-Arizona Game and Fish Department-North American Wetlands Conservation Council, México pp. 1-25.

Contreras-Balderas, S., y M.L. Lozano-Vilano. 1994. Water endangered fishes end development perspectives in arid land of Mexico. *Conservation Biology* **8**:379-387.

Contreras-Balderas, S. 1999. Annotated checklist of introduced invasive fishes in Mexico, with examples of some recent introductions, en R. Claudi y J.H. Leach (eds.), *Non-indigenous freshwater species of North America*. Lewis Publishers, Nueva York, pp. 33-54.

Contreras-Balderas, S. 2000. The valley of Cuatro Ciénegas, Coahuila: Its biota and its future, en R.A. Abell, D.M. Olson, E. Dinerstein, W. Eichbaum, S. Walters *et al.* (eds.), *Freshwater ecoregions of North America. A conservation assessment.* Island Press, Washington, D.C., pp. 94-96.

Contreras Balderas, S. 2008. *Agua, integridad de ecosistemas y sustentabilidad. Revista Conocimiento*, Coordinación de Ciencia y Tecnología de Nuevo León. Disponible en <*www.conocimientoenlinea.com/content/view/690/*>.

Contreras-Balderas, S., P. Almada-Villela, M.L. Lozano-Vilano y M.E. García-Ramírez. 2003. Freshwater fish at risk or extinct in Mexico: A checklist and review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **12**:241-251.

Cushman, J.H. 1995. Ecosystem-level consequences of species additions and deletions on islands, en P.M.Vitousek, L.L. Loope y H. Anderson (eds.), *Islands: Biological diversity and ecosystem function.* Springer-Verlag, Nueva York, pp. 135-147.

De la Lanza-Espino, G., 2004. Gran escenario de la zona costera y oceánica de México. *Ciencias* **76**:4-13.

De la Lanza-Espino, G., y J.L. García-Calderón (comps.) 1995. *Lagos y presas de México*. Centro de Ecología y Desarrollo, A.C., México.

Diamond, J.M. 1989. Overview of recent extinctions, en D. Western y M.C. Pearl (eds.), *Conservation for the twenty-first century*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 37-41.

dof. 2004. Carta Nacional Pesquera. *Diario Oficial de la Federación*, 15 de marzo de 2004.

dof. 2008. Ley de Aguas Nacionales. Última reforma. *Diario Oficial de la Federación*, 18 de abril de 2008. Disponible en <*www.ordenjuridico.gob.mx/Federal/Combo/L-5.pdf*>.

Dugan, P. 2005. *Guide to wetlands.* Firefly Books, Ontario.

Elton, C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants.* Methuen, Londres.

Espinosa Pérez, H., M.T. Gasper Dillanes y P. Fuentes Mata. 1993. *Listados faunísticos de México*, III. *Los peces dulceacuícolas mexicanos.* unam, México. Disponible en <*www.ibiologia.unam.mx/BIBLIO68/fulltext/lf3.html*>.

Flores-Verdugo, F., F. González-Farías, D.S. Zamorano y P. Ramírez-García. 1992. Mangrove ecosystems of the Pacific coast of Mexico: Distribution, structure, litterfall and detritus dynamics, en U. Seliger (ed.), *Coastal plant communities of Latin America*. Academic Press, Nueva York, pp. 269-288.

Flores-Verdugo, F., F. González-Farías y U. Zaragoza-Araujo. 1998. Ecological parameters of the mangroves of semi-arid regions of Mexico: Importance for ecosystem management, en H. Leith y A. Al-Masoom (eds.), *Towards the rational use of high salinity tolerant plants.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 123-132.

Friscione Carrascosa, A. 2005. *Archipiélago Revillagigedo, una extensión de nuestras fronteras*. unam-Secretaría de Marina, México.

García-Calderón, J.L., y G. de la Lanza-Espino. 2002. Las aguas epicontinentales de México, en G. de la Lanza-Espino y J.L. García-Calderón. *Lagos y presas de México.* AGT Editores, México, pp. 5-34.

García-Calderón, J.L., G. de la Lanza-Espino y A.L. Ibáñez Aguirre. 2002. Las aguas epicontinentales de México y sus pesquerías, en P.A. Pérez-Velázquez (comp.), *Pesquerías en tres cuerpos de aguas continentales de México*, Instituto Nacional de la Pesca, México, pp. 23-57.

Groombridge, B. 1992. *Global biodiversity: Status of the Earth's living resources.* World Conservation Monitoring Center, Cambridge.

Guzmán, A.M. 1990. La fauna acuática de la Nueva Galicia.

Una aproximación a la problemática de su estudio y conservación. *Tiempos de Ciencia* **20**: 1-46.

Ibarra-Obando, S., V.F. Camacho-Ibar, J.D. Carriquiry y S.V. Smith. 2001. Upwelling and lagoonal ecosystems of the dry Pacific coast of Baja California, en U. Seeliger y B. Kjerfve (eds.), *Coastal marine ecosystems of Latin America*. Springer-Verlag, Berlín, pp. 315-330.

Iglesias-Prieto, R., V.H. Beltrán, T.C. LaJeunesse, H. Reyes-Bonilla y P.E. Thomé. 2004. Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proceedings of the Royal Society of London, series A* **271**: 1757-1763.

INEGI. 1991. *Datos básicos de la geografía de México*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Infomática, México.

INEGI. 1997. *Estadísticas del medio ambiente. México.* Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Infomática, México.

INEGI. 2000. *Aspectos geográficos.* Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática. Disponible en <*www.inegi.gob.mx/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/integracion/pais/aepef/2000/aspgeo.pdf*>.

Jordán-Dahlgren, E. 1993. El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico mexicano. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* (vol. esp.) **44**: 157-175.

Jordán-Dahlgren, E., y R. Rodríguez Martínez. 2003. The Atlantic coral reefs of Mexico, en J. Cortés (ed.), *Latin American coral reefs*. Elsevier, Amsterdam, pp. 331-349.

Junk, W.J. 2002. Long-term environmental trends and the future of tropical wetlands. *Environmental Conservation* **29**: 414-435.

Kellogg, C.H., S.D. Bridgham y S.A. Leicht. 2003. Effects of water level, shade, and time on germination and growth of freshwater marsh plants along a simulated successional gradient. *Journal of Ecology* **91**: 274-282.

Lankford, R.R., 1977. Coastal lagoons of Mexico: Their origin and classification, en M. Willey (ed.), *Estuarine processes*. Academic Press, Nueva York, pp. 182-215.

Lara-Lara, J.R., E. Millán-Núñez, R. Millán-Núñez y C. Bazán-Guzmán. 2003. Producción primaria del fitoplancton en el Pacífico mexicano (1992-2000), en M.T. Barreiro-Güemes, M.E. Meave del Castillo, M. Signoret-Poillon, M.G. Figueroa-Torres (eds.), *Planctología mexicana*. Sociedad Mexicana de Planctología, A.C., México, pp. 103-124.

Lara-Lara, J.R., S. Álvarez-Borrego y L.F. Small. 1980. Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **11**: 613-637.

López Hernández, H.M. 2007. Los ríos en México, sistemas altamente vulnerables, en G. de la Lanza-Espino y S. Hernández Pulido. *Las aguas interiores de México, conceptos y casos*. AGT Editores, México, pp. 621-645.

López Portillo, J., y E. Ezcurra. 1989. Zonation in mangrove and salt marsh vegetation at Laguna de Mecoacán, Mexico. *Biotropica* **21**: 107-114.

López Portillo, J., y E. Ezcurra. 2002. Los manglares de México: una revisión. *Madera y Bosque* (núm. esp.) 27-51.

Lot, A., y A. Novelo. 2004. *Iconografía y estudio de plantas acuáticas de la ciudad de México y sus alrededores*. UNAM, México.

Miller, R.R. 1986. Composition and derivation of the freswater fish fauna of México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* **30**: 121-153.

Mooney, H.A., y J.A. Drake (eds.). 1986. *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag, Nueva York.

Moors, P.J. 1985. *Conservation of island birds: Case studies for the management of threatened island species*. International Council for Bird Preservation, Cambridge.

Moreno Casasola, P., H. López R. y S. Garza. 2005. Flora y vegetación de los humedales de México, en F. Abarca y M. Herzig (ed.), *Manual para el manejo y conocimiento de los humedales. Textos adicionales*. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca-U.S. Fish & Wildlife Service-Arizona Game and Fish Department-North American Wetlands Conservation Council, México.

Mumby, P.J., A.J. Edwards, J.E. Arias-González, K.C. Lindeman, P.G. Blackwell *et al.* 2004. Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature* **427**: 533-536.

Noe, G.B. 2002. Temporal variability matters: Effects of constant *vs.* varying moisture and salinity on germination. *Ecological Monographs* **72**: 427-447.

Ortiz Hernández, M.C. 2006. *Contribución de las interacciones abióticas a los flujos no conservativos del fósforo inorgánico disuelto en la Bahía de San Quintín, B.C.* Tesis de doctorado. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada.

Ortiz Pérez, M.A., y G. de la Lanza Espino. 2006. *Diferenciación del espacio costero de México: un inventario regional.* Geografía para el siglo XXI, Serie Textos Universitarios, Instituto de Geografía, UNAM.

Pandolfi, J.M., R.H. Bradbury, E. Sala, T.P. Hughes, K.A. Bjorndal *et al.* 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* **301**: 955-958.

Pannier, R., y F. Pannier. 1980. Estructura y dinámica del ecosistema de manglares: un enfoque global de la problemática, en *Estudio científico e impacto humano en el ecosistema de manglares*. Memorias del seminario organizado por la UNESCO, con el auspicio del Gobierno de Colombia. UNESCO, Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe, Montevideo, pp. 47-54.

Reyes Bonilla, H. 2003. Coral reefs of the Pacific coast of Mexico, en J. Cortés (ed.), *Latin American coral reefs.* Elsevier, Amsterdam, pp. 331-349.

Reyes Bonilla, H., L.E. Calderón Aguilera, G. Cruz Piñón, P. Medina Rosas, R.A. López Pérez *et al.* 2005. *Atlas de los corales pétreos* (Anthozoa: *Scleractinia) del Pacífico mexi-*

cano. CICESE-CONABIO-Conacyt-UDG-UABC-Universidad del Mar, México.

Ruiz-Luna, A., J. Acosta-Velázquez y C.A. Berlanga Robles. 2008. On the reliability of the data of the extent of mangroves: A case study in Mexico. *Ocean and Coastal Management* **51**:342-351.

Sánchez, P.J.A., B. Tershy y J.L. Aguilar. 2000. Acciones de conservación de las islas de México. *Gaceta Ecológica* **56**:41-45.

Semarnap. 1994. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-1994, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. *Diario Oficial de la Federación*, 16 de mayo de 1994, México.

Shiklomanov, I., y J.C. Rodda (ed.) 2002. *World water resources at the beginning of the 21st century*, Cambridge University Press, Cambridge.

Smith, S.V., J.I. Marshall Crossland y C.J. Crossland (eds.). 1999. *Mexican and Central American coastal lagoon systems: Carbon, nitrogen and phosphorus fluxes*. (Regional Workshop II). LOICZ Reports and Studies No. 13, LOICZ, Texel, Países Bajos.

Sorensen, J. 1997. National and international efforts at integrated coastal management: Definitions, achievements, and lessons. *Coastal Management* **25**:3-41.

Spalding, M.D. 2004. *A guide to the coral reefs of the Caribbean*. University of California Press, Berkeley.

Tamayo, J.L. 1984. *Geografía moderna de México*. Trillas, México.

Tamayo, J.L., y R.C. West. 1964. The hidrography of Middle America, en R. Vauchope (ed.), *Handbook of Middle American Indians*. Vol. I. *Natural environment and early cultures*. University of Texas Press, Austin, pp. 84-121.

Tershy, B.R., y D. Croll. 1994. *Avoiding the problems of fragmentation by preserving fragments: The benefits of conserving small islands*. Abstracts, 1994 International Meeting of the Society for Conservation Biology and the Association for Tropical Biology. Guadalajara, p. 158.

Torres-Orozco, B.R., y A.R. Pérez. 1995. El Lago de Catemaco, en G. de la Lanza-Espino y J.L. García-Calderón (comps.), *Lagos y presas de México*. Centro de Ecología y Desarrollo, A.C., pp. 155-176.

Tovilla Hernández, C. 1998. *Ecología de los bosques de manglar y algunos aspectos socioeconómicos de la zona costera de Barra de Tecoanapa, Guerrero, México*. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Travieso Bello, A.C. 2005. *Evaluación de indicadores de sustentabilidad de la ganadería bovina en la costa de Veracruz central, México*. Tesis de doctorado. Instituto de Ecología.

Tricart, J. 1985. *Pro-Lagos. Los lagos del Eje Neovolcánico de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México.

Vales, G., F. Rodríguez, R. de La Maza, M. Gómez, C. Bretón. 2000. *Áreas naturales protegidas de México*. Instituto Nacional de Ecología, Semarnap, México.

Vargas Hernández, J.M., y M.A.M. Román Vives. 2002. *Corales pétreos de Veracruz: Guía de identificación*. Acuario de Veracruz, Veracruz.

Vega-Cendejas, M.E., y F. Arreguín-Sánchez. 2001. Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatán Peninsula, Mexico. *Ecological Modelling* **137**: 119-133.

Vidal, L.J., G.M.Valero y R.M. Rangel. 1985. *Frontera acuícola*. SARH, Comisión del Plan Nacional Hidráulico, México.

West, C.R. 1964. The natural regions in Middle America, en R. Wauchope (ed.), *Handbook of Middle American Indians*. Vol. I. *Natural environment and early cultures*. University of Texas Press, Austin, pp. 363-383.

Whitton, B.A. (ed.) 1975. *River ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

5 Los ecosistemas marinos

AUTOR RESPONSABLE: José Rubén Lara-Lara
COAUTORES: Virgilio Arenas Fuentes • Carmen Bazán Guzmán • Victoria Díaz Castañeda • Elva Escobar Briones • María de la Cruz García Abad • Gilberto Gaxiola Castro • Guadalupe Robles Jarero • Ramón Sosa Ávalos • Luis Arturo Soto González • Margarito Tapia García • J. Eduardo Valdez-Holguín
AUTOR DEL RECUADRO: Juan Bezaury Creel
REVISOR: Roberto Millán Núñez

Contenido

Recuadros

Lara-Lara, J.R., *et al.* 2008. Los ecosistemas marinos, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 135-159.

Resumen

La ubicación geográfica de México, entre las influencias oceánicas del Atlántico centro-occidental y del Pacífico centro-oriental, explica en gran medida su enorme diversidad biológica y ecosistémica. La amplia gama de recursos y ecosistemas marinos con que cuenta significa que, en términos de litorales y superficie marina, México es el décimo segundo país mejor dotado en el ámbito mundial y, al igual que el resto de los países del mundo, enfrenta una serie de oportunidades y amenazas para elaborar estrategias y políticas públicas para el uso sustentable de sus recursos marinos.

Los ecosistemas marinos se clasifican en este capítulo, de acuerdo con las zonas de vida, en pelágicos (asociados a las masas de agua) y bentónicos (asociados a los fondos marinos), relacionándolos con los biotopos (de fondos y litorales arenosos, rocosos, etc.) y con las biocenosis características (ecosistemas de arrecifes de coral, de manglares, etc.). A su vez, cada zona se diferencia en costera (nerítica) y oceánica o marina, según se ubique respecto a la plataforma continental.

La investigación oceanográfica de los ecosistemas marinos de manera integral es muy reciente; las inversiones para desarrollar la infraestructura física que se requiere (instituciones, equipamiento, barcos de investigación), y la formación de recursos humanos ha progresado lentamente, y por otro lado, en general, ha habido una pobre vinculación entre los sectores (académicos, privados, gubernamentales) para organizar una agenda marina para el desarrollo sustentable de los mares y costas de México.

Se concluye que, a excepción de las especies de fauna y flora de interés económico, en general conocemos muy poco sobre la biodiversidad marina de todos los grupos, tanto pelágicos como bentónicos. Asimismo, es urgente conocer las consecuencias ambientales y socioeconómicas de los cambios en los servicios que nos proporcionan los ecosistemas marinos. Nuestro país requiere un plan de investigación oceánica que maximice las oportunidades para colectar, administrar y analizar datos oceánicos, que contemple maneras de compartir recursos y que proporcione la información requerida para que los tomadores de decisiones utilicen bases científicas para el uso y la protección de nuestros mares.

5.1 Introducción

La mayor parte de la superficie del planeta Tierra (70.8%: 362 millones de km^2) está cubierta por océanos y mares. Los sistemas marinos son altamente dinámicos y están interconectados por una red de corrientes superficiales y profundas. La temperatura y salinidad del agua dan lugar a la formación de capas estratificadas y corrientes; en muchas regiones las surgencias rompen esta estratificación mezclando las capas y crean una heterogeneidad vertical y lateral en el ambiente marino. Los océanos ocupan un enorme espacio favorable para el desarrollo de la vida. A la vez determinan los climas y el tiempo, y son el motor que transporta el calor y el agua dulce de la atmósfera. En suma, contribuyen enormemente a la biodiversidad del planeta.

El mar, en donde se originó la vida, posee una enorme y poco conocida diversidad de regiones, ecosistemas, plantas, animales, microorganismos, genes y moléculas orgánicas. En apariencia homogéneo, es muy heterogéneo. Los grupos taxonómicos (esponjas, celenterados, algas, equinodermos, peces), muchos de ellos solo representados en el mar, contrastan con la diversidad terrestre de fanerógamas e insectos. Sin embargo, hasta ahora la biodiversidad marina ha sido menos estudiada que la terrestre.

Si se excluyen los insectos, 65% de las especies conocidas de la Tierra son marinas (Thorson 1971). Si se considera que la mayoría de los filos y taxa superiores están principalmente representados en el mar, quizá la biodiversidad genética y bioquímica sea aun mayor. En contraste, se estima que el número total de especies es mayor en los ambientes terrestres, ya que 75% de las del planeta son insectos. En el medio marino la facilidad de transporte por las corrientes marinas provoca que los estadios planctónicos de muchas especies se intercambien fácilmente entre hábitats y ecosistemas, lo cual tiende a reducir la diversidad.

El mar, como la tierra, es heterogéneo y presenta varios tipos de ecosistemas. Los marinos se clasifican relacionándolos con las zonas de vida (ej.: pelágicos, asociados a las masas de agua, y bentónicos, asociados a los fondos marinos), con los biotopos (de fondos y litorales arenosos, rocosos, etc.) o con las biocenosis características (ecosistemas de arrecifes de coral, de manglares, etc.) (Fig. 5.1). A su vez, cada zona se diferencia en costera (nerítica) u oceánica o marina, según se ubique respecto a la plataforma continental. En otras ocasiones la clasificación se basa en la disponibilidad de luz para la fotosíntesis y distingue dos zonas: la eufótica y la afótica; en esta última habitan organismos que viven en permanente os-

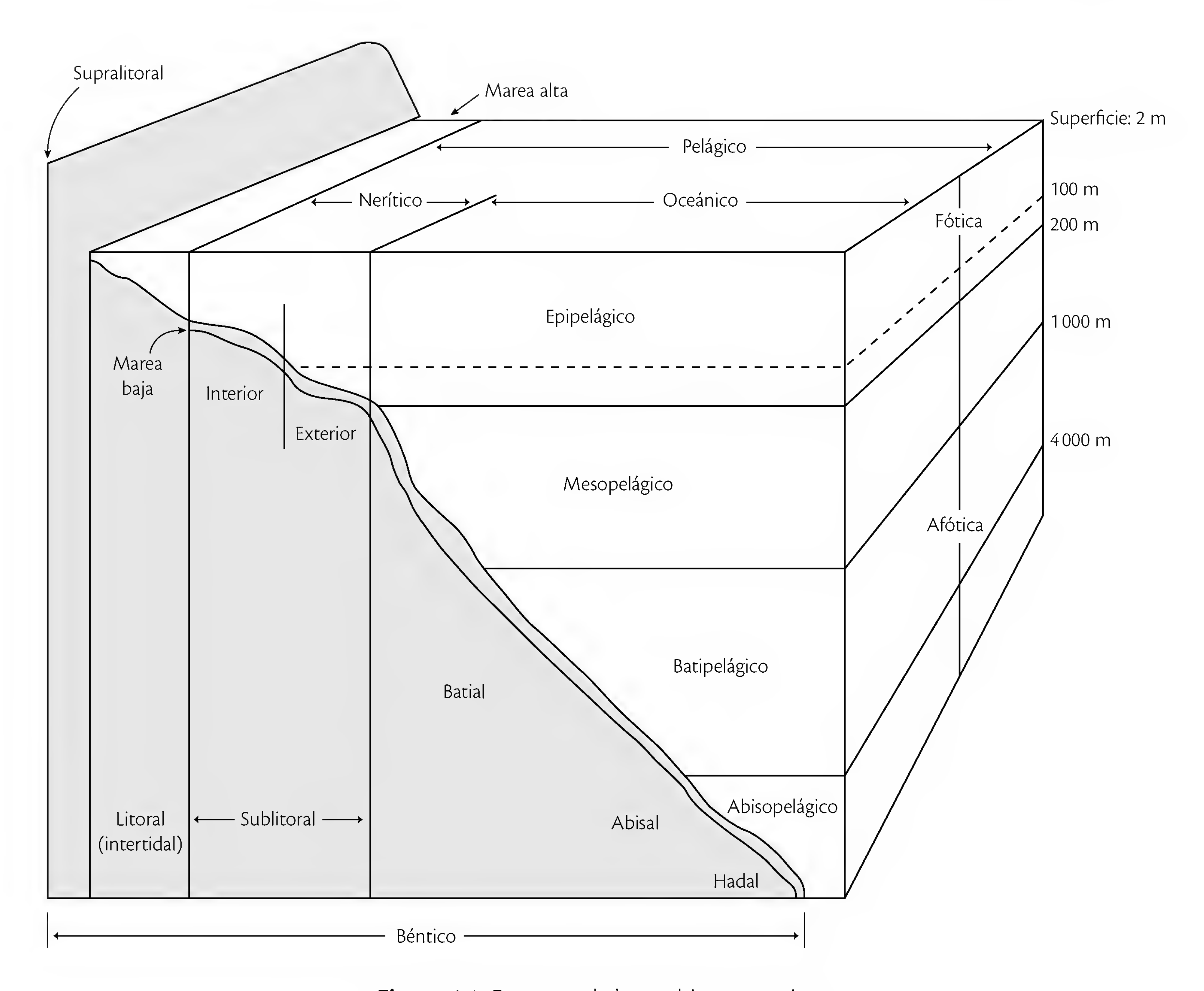


Figura 5.1 Esquema de los ambientes marinos.

curidad y por lo tanto dependen del aporte de energía de otros sistemas; también se pueden clasificar de acuerdo con criterios funcionales según la fuente de energía metabólica que utilizan los organismos que viven en el mar: fitoplancton, macroalgas, ecosistemas quimiosintéticos, etc. (Mann 1989).

En cuanto a la biodiversidad de las biocenosis, el sistema marino, al igual que el terrestre, se enriquece de los polos hacia el ecuador. Asimismo los sistemas bentónicos son más diversos que los pelágicos. En general, las tendencias coinciden con dos generalizaciones propuestas por Margalef (1974): en comunidades transitorias, explotadas o bajo condiciones ambientales muy fluctuantes, la diversidad es baja; por el contrario, los ecosistemas de ambientes estables tienden a aumentar su biodiversidad.

El territorio de México comprende 1 964 375 km^2 (de los cuales 5 127 km^2 son de superficie insular); respecto al área oceánica (2 946 000 km^2), 3 149 920 km^2 de la zona económica exclusiva y 231 813 km^2 del mar territorial, en tanto que el litoral continental tiene una extensión de 11 122 km (Fig. 5.2). El mar territorial ocupa una franja marina de 22.2 km. Del litoral continental 68% corresponde a las costas e islas del Océano Pacífico y del Golfo de California y 32% a las costas, islas y cayos del Golfo de México y del Mar Caribe. Además, la zona marítima cuenta con 500 000 km^2 de plataforma continental, con 16 000 km^2 de superficie estuarina y con más de 12 000 km^2 de lagunas costeras. Esta zona marina y costera proporciona al país una riqueza extraordinaria (recuadro 5.1). La ubicación geográfica de México, entre las influencias oceánicas del Atlántico centro-occidental y del Pacífico centro-oriental, explica buena parte de su enorme diversidad biológica y ecosistémica. La amplia gama de recursos y ecosistemas marinos con que cuenta significa que, en términos de litorales y superficie marina, México es el décimo segundo país mejor dotado del mundo. Así,

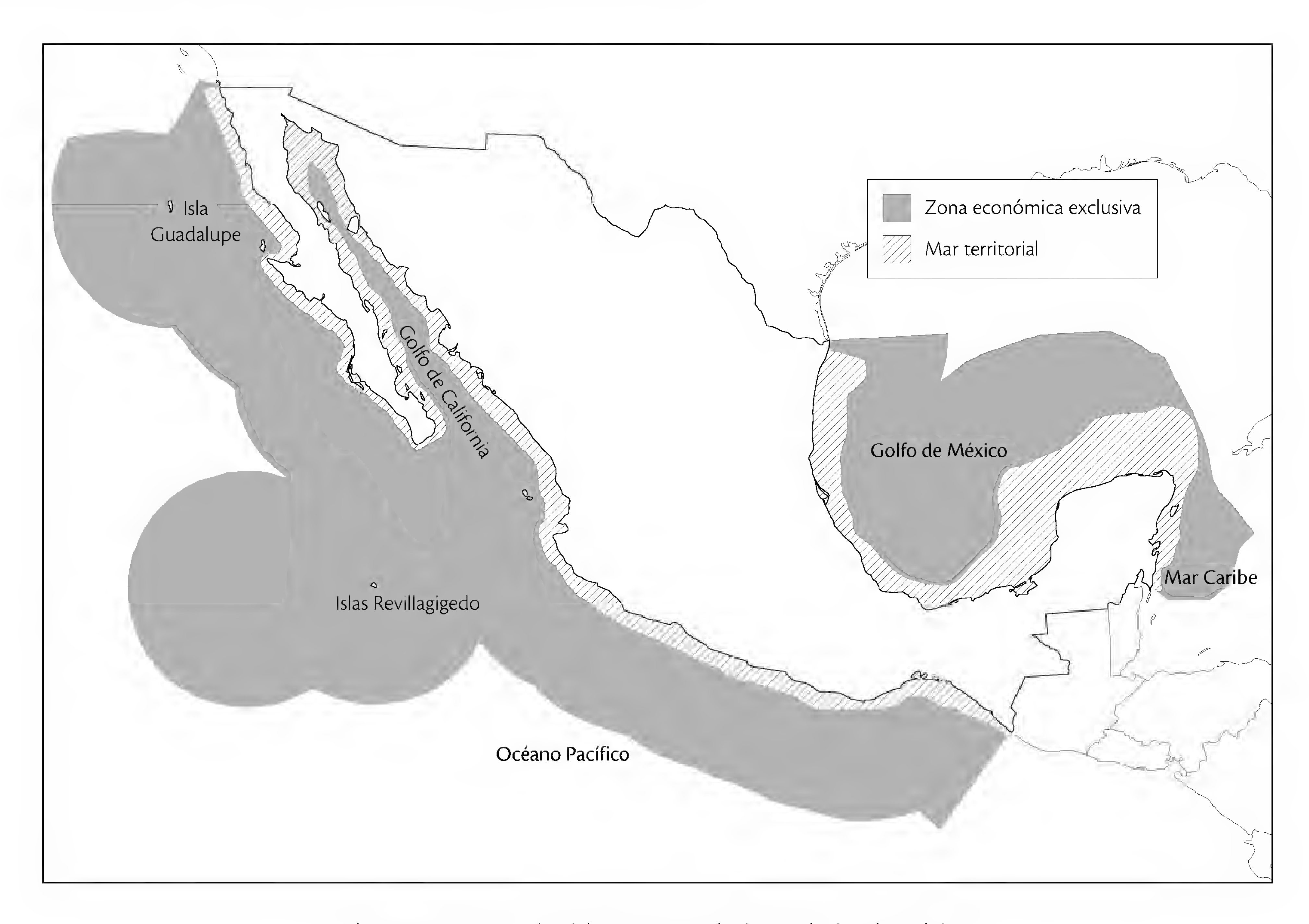


Figura 5.2 Mar territorial y zona económica exclusiva de México.

México tiene una mayor extensión oceánica (~65%) que terrestre (35%), curiosamente un tanto similar a la proporción entre agua y tierra del planeta. Está distribuida en la región del Pacífico mexicano, incluyendo los golfos de California y Tehuantepec, y en el Atlántico con el Golfo de México y el Mar Caribe (Figs. 5.3 y 5.4).

Al igual que todos los países con áreas marino-costeras, México posee una enorme riqueza y diversidad de recursos que contribuyen al desarrollo socioeconómico del país. Además de los bienes (servicios de aprovisionamiento) que nos proporcionan los ecosistemas marinos (alimento, combustibles, fibras, materiales para la construcción, fármacos, recursos genéticos y de ornamento, etc.), nos ofrecen una variedad de servicios de soporte (hábitat, productividad primaria, reciclado de nutrientes, secuestro de gases invernadero, etc.), que son esenciales para preservar la vida.

Sin embargo, México se enfrenta a una serie de oportunidades y amenazas para elaborar estrategias y políticas racionales para el uso sustentable de sus recursos. Por un lado, la investigación oceanográfica de los ecosistemas marinos de manera integral es muy reciente; por otro, las inversiones para desarrollar la infraestructura física que se requiere (instituciones, equipamiento, barcos de investigación) y la formación de recursos humanos han progresado lentamente, y, por último, en general ha habido muy pobre vinculación entre los sectores (académicos, privados, gubernamentales) con el propósito de organizar una agenda marina para el desarrollo sustentable de los mares y costas de México.

Hasta ahora, las diferentes percepciones, valores y prioridades de los diferentes sectores de la sociedad han impedido el desarrollo de una política de manejo de los recursos marinos que a todos satisfaga; el resultado ha sido un gran deterioro ambiental de la mayoría de los ambientes marinos y la rápida sobreexplotación de la mayoría de los recursos, lo cual trae consigo, indudablemente, la degradación social de todos los actores que dependen de la explotación de los recursos naturales, y de la sociedad en general.

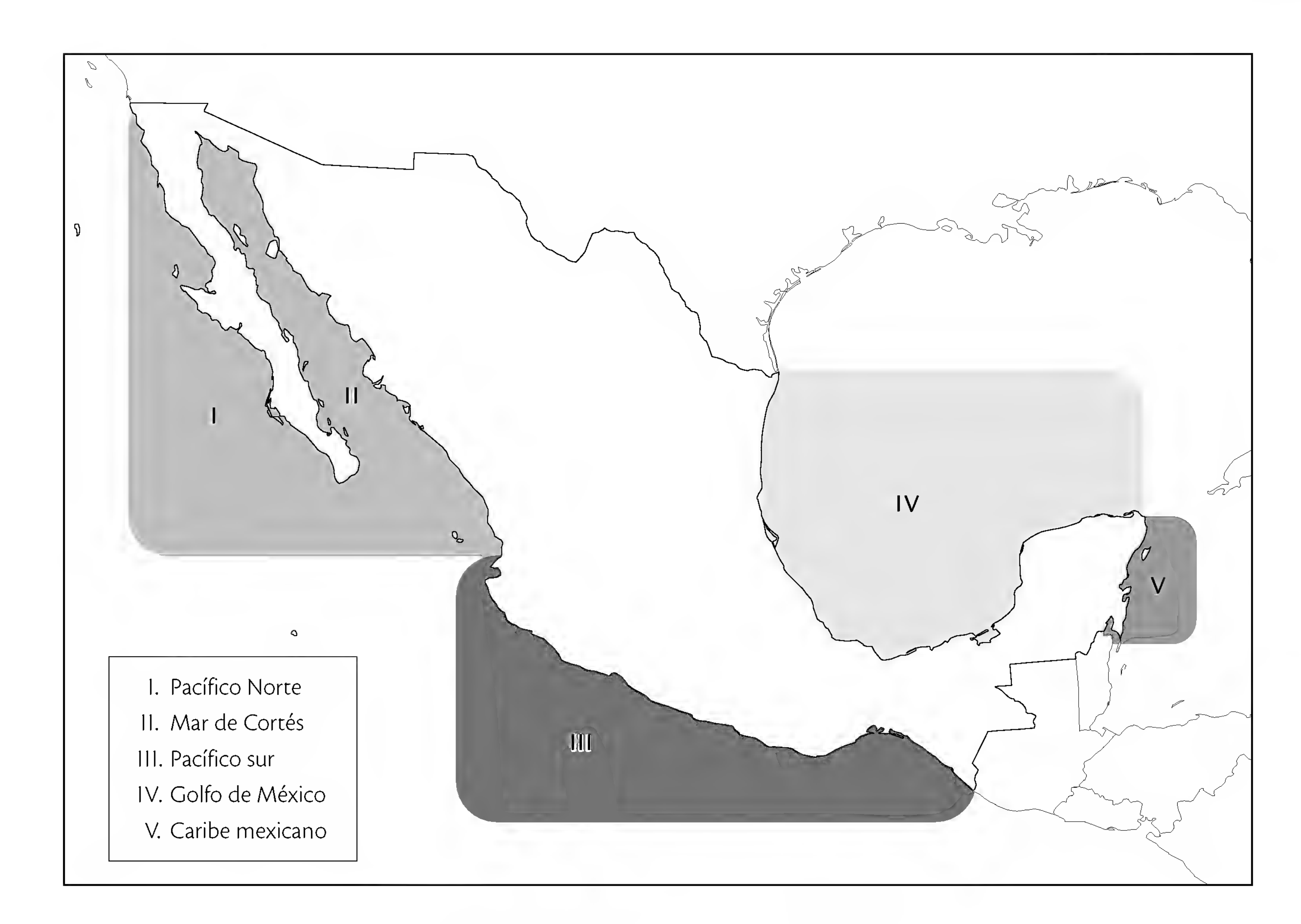


Figura 5.3 Regiones oceánicas de México.

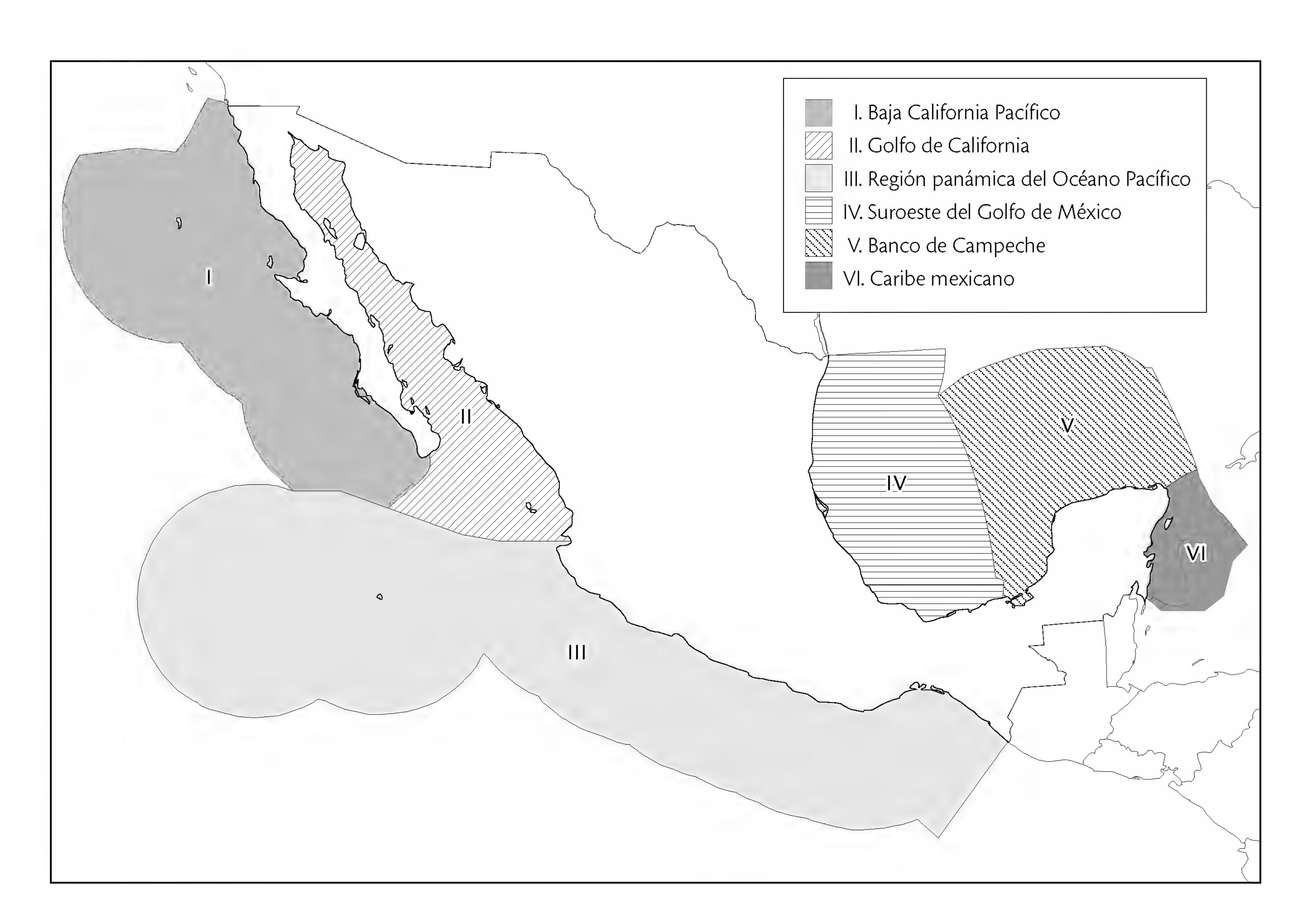


Figura 5.4 Provincias marinas de México.

Recuadro 5.1 Las ecorregiones marinas de México

Juan Bezaury Creel

En el ámbito marino una serie de factores son determinantes de la asombrosa diversidad de organismos presentes en los mares del planeta, entre ellas: la profundidad, la disponibilidad de luz y la distancia a la costa. La profundidad influye sobre las características físicas y químicas de las aguas marinas, las cuales junto con el peso propio de la columna de agua, traducido en presión, son determinantes para la distribución de los organismos. La disponibilidad de luz a diferentes profundidades determina la presencia de procesos fotosintéticos en los organismos que habitan la zona más somera de los océanos o zona fótica y aquellos que se desarrollan sin su influencia directa, en la zona afótica. La distancia desde la costa hacia una estrecha franja tierra adentro determina la influencia de agua marina sobre los organismos predominantemente terrestres de la zona supralitoral y hacia el mar, resulta en una mayor o menor interacción entre los organismos pelágicos que habitan la columna de agua y aquellos que se desarrollan sobre los fondos marinos u organismos bentónicos.

Un problema recurrente en la biogeografía que se agrava en el ámbito marino es el de plasmar en un mapa estático líneas divisorias de los elementos que se encuentran en un flujo constante, como lo son las aguas del mar, podría parecer un ejercicio arbitrario. Sin embargo, varios autores han logrado acercamientos exitosos en el mapeo de las tendencias generales de distribución de las masas de agua oceánicas y por ende de la biota que en ellas se desarrolla, entre ellos Ray *et al.* (1982); Hayden *et al.* (1984); Sherman y Alexander (1986), Santamaría del Ángel *et al.* (1994), Bayley (1995), Longhurst (1998) y Sullivan y Bustamante (1999).

Como resultado de una iniciativa de la Comisión de Cooperación Ambiental de América del Norte, se realizó un esfuerzo para definir regiones ecológicas marinas en las aguas aledañas al subcontinente norteamericano (Wilkinson *et al.*, en prensa). Este mapa de ecorregiones es el resultado de procesos de consulta con expertos y tiene tres niveles anidados, los cuales reflejan condiciones particulares de los ecosistemas marinos tanto en el ámbito global, como regional o local en las tres dimensiones de los ambientes marinos. El nivel I incluye diferencias entre los ecosistemas marinos que ocurren a escala de las cuencas oceánicas, entre las que destacan la temperatura y la circulación de las grandes corrientes y masas de agua marina (Fig. 1). Ocho de las 21 regiones del nivel I definidas para Norteamérica quedan comprendidas total o

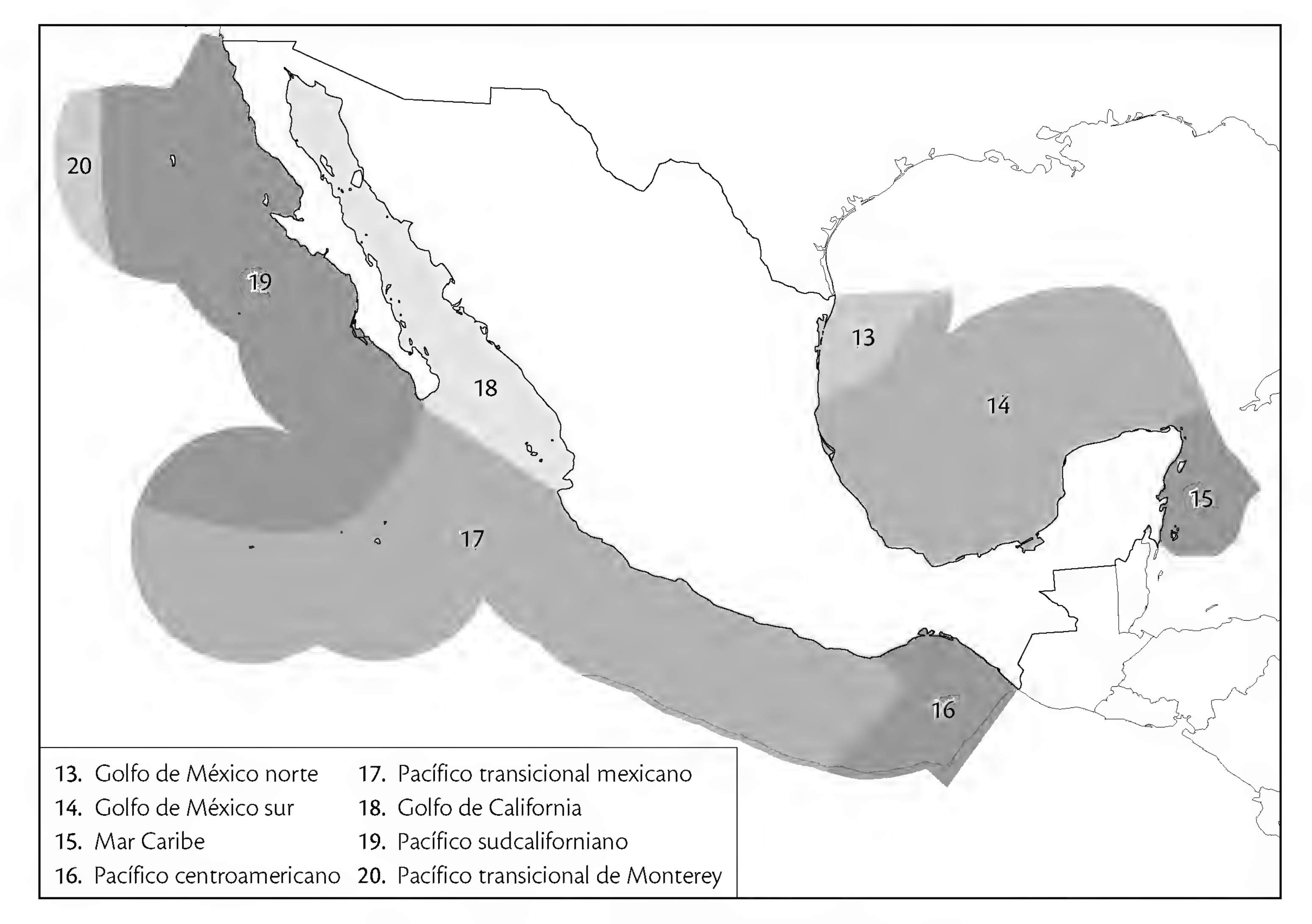
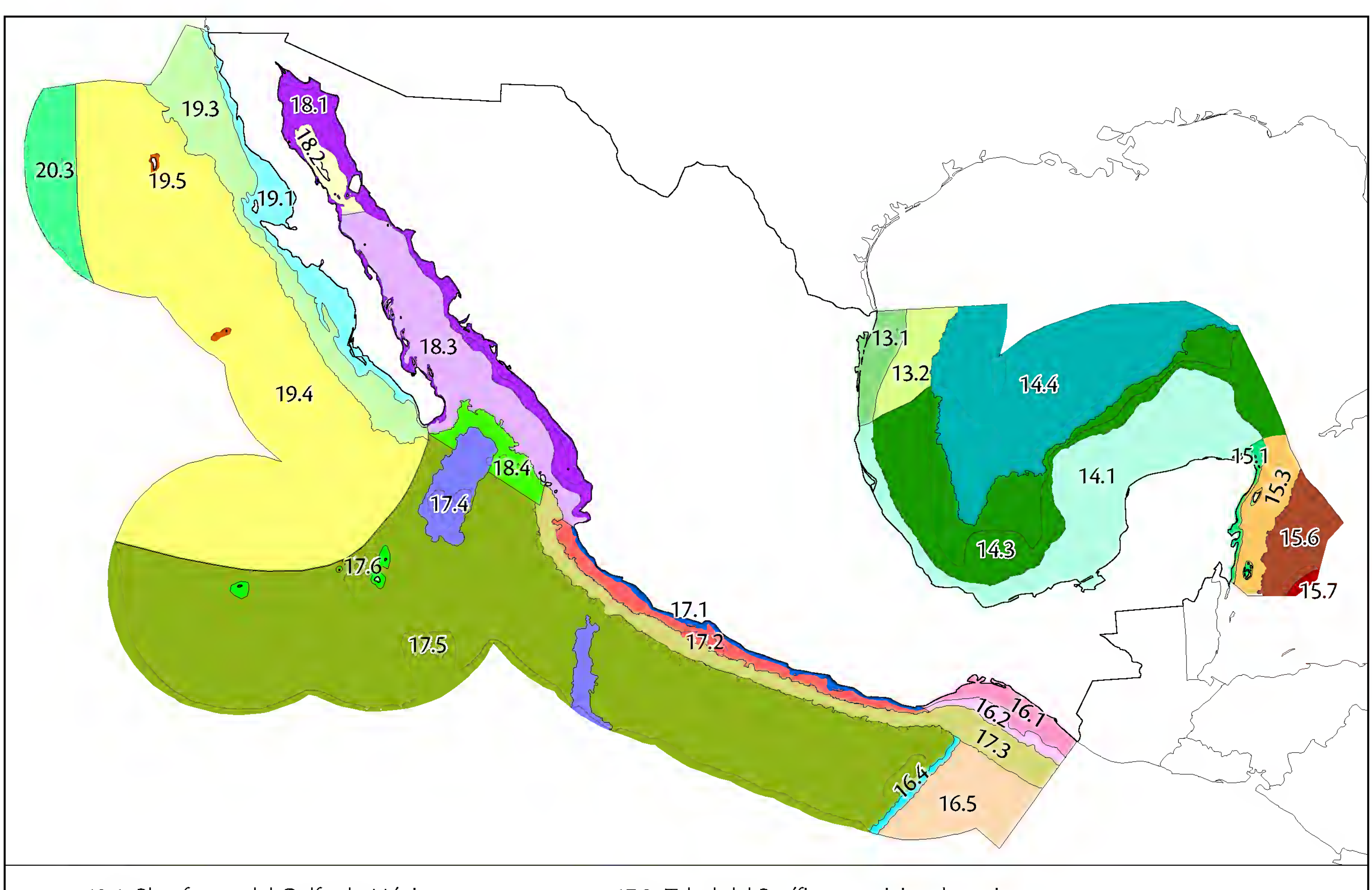


Figura 1 Ecorregiones marinas de México, nivel I.

parcialmente en la zona económica exclusiva (ZEE) de México. Todas las regiones fueron cartografiadas hasta los límites de la ZEE, aunque obviamente dichas regiones continúan más allá de las fronteras políticas. El nivel II refleja la distribución de los ambientes bentónicos e incluye las diferencias entre los ambientes bentónico-nerítico (sobre la plataforma continental hasta una profundidad aproximada de 200 m) y los pelágicos-oceánicos (zonas epipelágica, mesopelágica, batipelágica y abisopelágica), y en él las morfoestructuras a gran escala, tales como taludes continentales, planicies abisales, islas oceánicas, fosas y cadenas montañosas submarinas son utilizadas para caracterizar el fondo marino en cuanto a su profundidad y topografía, como un determinante de las comunidades de la biota béntica, que suple el desconocimiento prevaleciente sobre la vida y los procesos ecológicos que se desarrollan a gran profundidad. En este nivel los fondos de los mares mexicanos quedan comprendidos en 28 regiones (Fig. 2). Finalmente en el nivel III se logra un acercamiento más fino al interior del ambiente nerítico, capturando variaciones localmente significativas para cada una de las 24 regiones en que fue subdividida la plataforma continental mexicana y los ambientes estuarinos adyacentes. Estas regiones ecológicas concentran la mayor parte de las pesquerías y por ende la mayor parte del conocimiento científico marino se refiere a ellas (Fig. 3).



13.1 Plataforma del Golfo de México norte
13.2 Talud del Golfo de México norte
14.1 Plataforma del Golfo de México sur
14.3 Talud del Golfo de México sur
14.4 Planicie del Golfo de México
15.1 Plataforma del Caribe mesoamericano
15.3 Talud del Caribe mesoamericano
15.6 Cuenca de Yucatán
15.7 Cadena montañosa Caimán
16.1 Plataforma del Golfo de Tehuantepec
16.2 Talud del Golfo de Tehuantepec
16.4 Cresta de Tehuantepec
16.5 Cuenca de Guatemala
17.1 Plataforma del Pacífico transicional mexicano
17.2 Talud del Pacífico transicional mexicano
17.3 Trinchera mesoamericana
17.4 Dorsal del Pacífico oriental
17.5 Planicies y montañas marinas del Pacífico transicional mexicano
17.6 Archipiélago oceánico Revillagigedo
18.1 Plataforma cortesiana
18.2 Grandes islas
18.3 Talud y depresiones del Golfo de California
18.4 Planicies y montañas marinas del Golfo de California
19.1 Plataforma sandieguina
19.3 Margen continental de Baja California
19.4 Planicies y montañas marinas del Pacífico sudcaliforniano
19.5 Islas oceánicas del Pacífico sudcaliforniano
20.3 Planicies y montañas marinas del Pacífico transicional de Monterey

Figura 2 Ecorregiones marinas de México, nivel II.

Recuadro 5.1 [*concluye*]

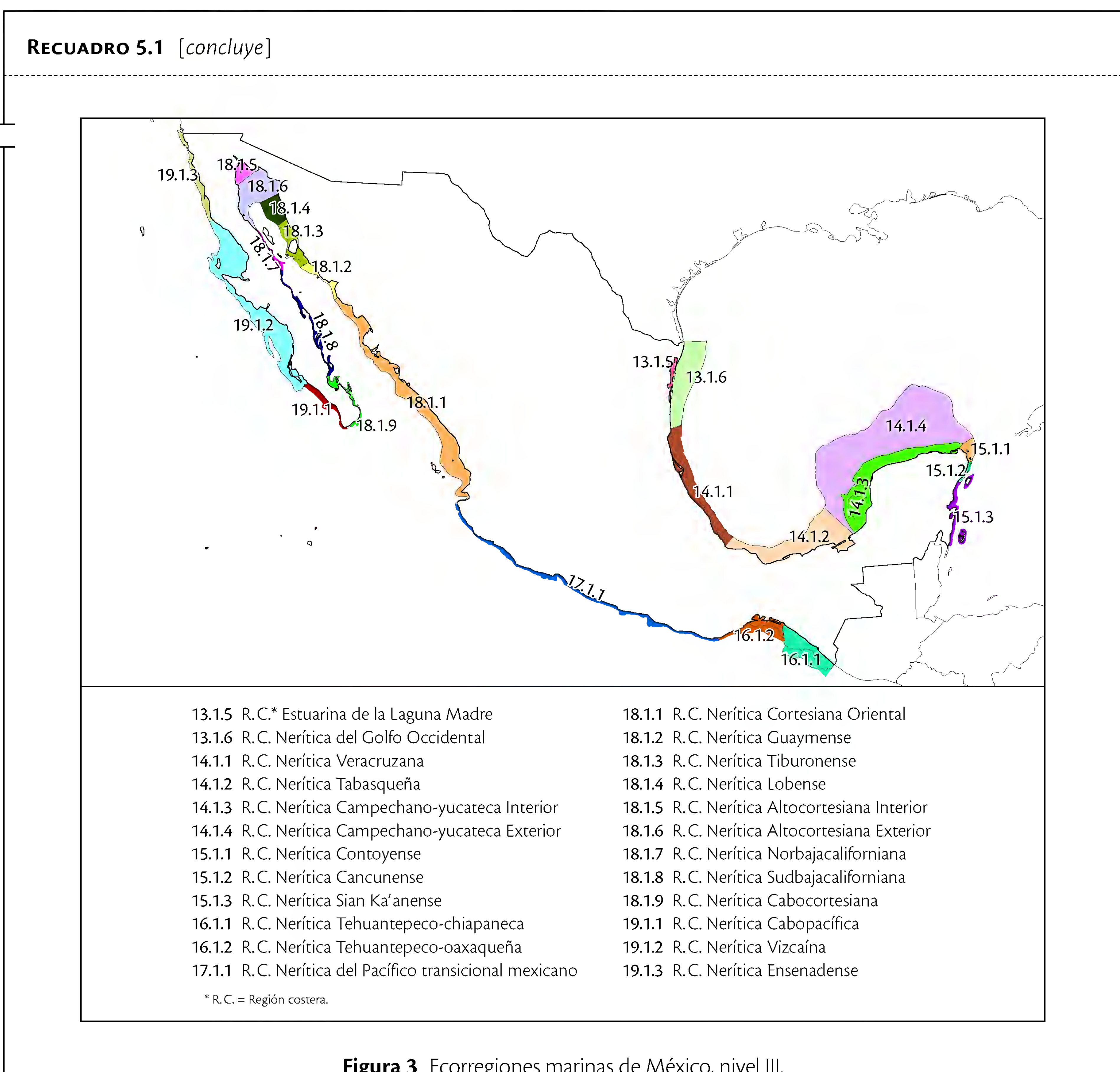


Figura 3 Ecorregiones marinas de México, nivel III.

5.2 Ecosistemas pelágicos

Los ecosistemas pelágicos se basan en la producción del fitoplancton y son responsables de 90% de la producción de carbono orgánico a escala mundial, no tanto por ser muy productivos sino por ocupar la enorme superficie del mar. La productividad del fitoplancton depende de la luz y de la concentración de nutrientes en el agua, que pueden ser en ocasiones más baja que la de los áridos desiertos terrestres. En aguas ricas fertilizadas por los procesos de surgencias o ríos, la productividad primaria puede ser superior a un campo agrícola de cultivo. Los ecosistemas pelágicos se diferencian, dependiendo del grado de fertilización, en: *a*] ecosistemas estables de baja producción, y *b*] ecosistemas de pulsos de alta producción. En general, los ecosistemas de alta producción son característicos de las zonas templadas o de influencia de ríos, por ejemplo el ecosistema de surgencias del sur de la Corriente de California (costa de la Península de Baja California), y los de baja producción los encontramos en las regiones tropicales y subtropicales. La mayor parte del Caribe mexicano no es fertilizada ni por surgencias ni por ríos; las aguas

cálidas superficiales no se mezclan con las profundas más frías y ricas en nutrientes; los nutrientes se sedimentan y el mar se transforma en un desierto donde se organiza un ecosistema poco productivo pero de admirable complejidad. El fitoplancton en estos ecosistemas es muy variado, en general dominado por las cianofíceas, a las que acompañan los dinoflagelados, algunas grandes diatomeas y cocolitofóridos. Existe otro productor importante, la macroalga flotante *Sargassum*, que da su nombre al Mar de los Sargazos, el cual es un excelente sustrato para otras plantas y animales.

Los ecosistemas de alta productividad pueden ser fertilizados por surgencias y por ríos. Estos ecosistemas se caracterizan por las altas poblaciones de cardúmenes de pelágicos menores (anchovetas y sardinas), que son depredadas por pelágicos migratorios, como los jureles, atunes y sierras. La actividad pesquera comercial desarrolla sus principales actividades en estos ecosistemas. Parte de la alta producción de estos sistemas se transfiere por sedimentación a los ecosistemas bentónicos.

Los ecosistemas pelágicos de la plataforma continental en México son importantes para la economía del país ya que proveen alimentos y recursos no renovables e intervienen en la regulación del clima. Las plataformas continentales como ecosistema sostienen la producción pesquera nacional y ejercen un control notable sobre la productividad primaria regional, pues contienen una gran variedad de comunidades marinas. Los cambios en el estado de estos ecosistemas por medio de controles ambientales naturales o inducidos por el hombre pueden llegar a tener consecuencias económicas y sociales relevantes. El clima, la hidrología, la descarga fluvial, las prácticas de uso del suelo o de desecho de la basura, la pesca, la acuacultura y la extracción de recursos no renovables son agentes que pueden inducir el cambio. Las tendencias en todos estos agentes, particularmente aquellos generados por el hombre, sugieren que estos ecosistemas estarán bajo gran presión en el futuro inmediato.

5.2.1 La plataforma continental

La plataforma continental se ha definido como el área que se extiende de la línea baja de la marea en el reborde o margen continental al inicio del talud que cae rápidamente a casi 200 m de profundidad. La amplitud de la plataforma en México es muy variable, siendo la más extensa la del Banco de Campeche en el Golfo de México.

En general, la producción pesquera y la biomasa en la plataforma son el reflejo del aporte local de nutrientes y materia orgánica excepto en la costa del Pacífico oriental tropical, donde se presenta la zona de oxígeno mínimo cerca de la superficie (Fiedler y Talley 2006).

En particular, entre los ecosistemas de la plataforma continental, los sistemas de surgencias costeras son totalmente diferenciables de otros tipos de ecosistemas marinos, ya que constituyen una unidad funcional de organización física y biológica con características de estructuras tróficas y ciclos de materiales muy diferentes del resto de los ecosistemas. Aunque en el mundo estos sistemas representan solamente 0.1% del área oceánica, contribuyen con cerca de 50% del volumen de peces capturados (Ryther 1969).

Los ecosistemas de surgencias costeras están generalmente asociados con los bordes de frontera este de las principales corrientes oceánicas, donde predominan los vientos hacia el ecuador como parte de los sistemas de alta presión atmosférica cuasi-estacionarios. Cuando el viento paralelo a la costa permanece por un tiempo suficientemente largo favorece la formación de surgencias sobre una gran parte de la zona costera. En el Océano Pacífico las zonas más importantes de surgencias costeras se encuentran en Oregon y California (EUA), en Baja California y en las costas de Perú y Chile. Estas zonas de surgencias están asociadas con dos grandes centros de alta presión atmosférica: uno en el hemisferio norte frente a California y Baja California y el otro en el hemisferio sur frente a Chile y Perú.

En México, además de las surgencias de la costa de Baja California, encontramos eventos de surgencias en el Golfo de California, el Cabo Corrientes, el Golfo de Tehuantepec y en algunas regiones del Mar Caribe (Fig. 5.5).

La surgencia costera es un proceso en el que el agua subsuperficial es llevada hacia la superficie debido al forzamiento del viento, para posteriormente ser movida por el flujo superficial horizontal lejos del área de transporte vertical. La capa superficial del mar afectada directamente por el viento es del orden de decenas de metros y se le conoce como la capa de Ekman. Debido a la rotación de la Tierra (fuerza de Coriolis), la dirección del transporte neto (transporte de Ekman) es de 90° a la derecha del viento en el hemisferio norte. En este proceso hay un importante suministro de nutrientes inorgánicos hacia la zona eufótica, que junto con la luz suficiente para el crecimiento del fitoplancton generan una alta producción biológica. Las condiciones óptimas de nutrientes y luz se mantienen por largos periodos (de tres a cuatro meses del año), por lo que la cantidad anual y el patrón de productividad biológica es muy diferente al que ocurre

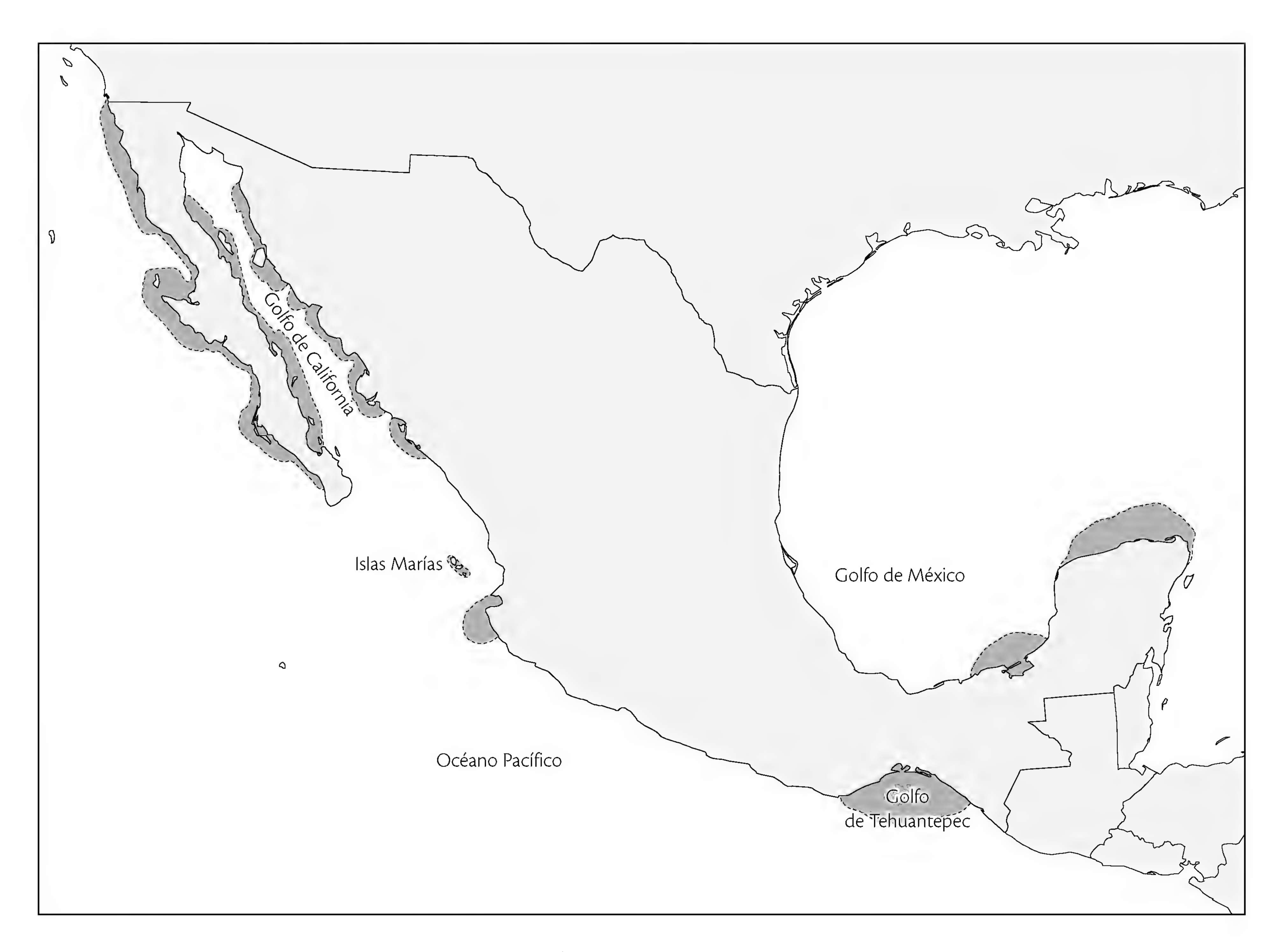


Figura 5.5 Áreas de surgencias en México.

en otras regiones del océano. Aunque el tamaño y la localización geográfica de las regiones de surgencias costeras son muy limitadas (Fig. 5.5), el flujo anual de nuevo material orgánico hacia los ecosistemas marinos es muy grande. Una parte de este material se incorpora en la red trófica del sistema pelágico, pero otra parte muy importante se exporta hacia el fondo de la plataforma continental generando ambientes bentónicos con bajas concentraciones de oxígeno, alto contenido orgánico en los sedimentos y en algunos casos extremos denitrificación y producción de ácido sulfhídrico (Seiter *et al.* 2004).

Los sistemas de surgencias costeras tal como se definieron más atrás ocurren sobre la costa occidental de la Península de Baja California durante los meses de primavera y verano, cuando el centro de alta presión atmosférica se localiza frente a esta región. Sin embargo, existen otras zonas del país donde se producen surgencias o mezcla vertical que transportan nutrientes hacia la zona eufótica y generan ecosistemas muy particulares. Ejemplos de esto son las surgencias ocasionales que se presentan en las costas de Sonora y Sinaloa durante invierno y primavera, los fuertes procesos de mezcla vertical generados por las mareas vivas en la región de las grandes islas del Golfo de California, las surgencias ocasionales que se desarrollan frente a Cabo Corrientes, la mezcla vertical producida por los vientos tehuanos en la región del Golfo de Tehuantepec que se presentan en ambas zonas en invierno y primavera y la mezcla vertical asociada al margen continental frente a la Península de Yucatán.

En las regiones donde se presentan estos procesos de surgencias o mezcla vertical por diferentes procesos físicos se encuentra una alta producción biológica asociada a pesquerías importantes, lo que las hace diferentes de las de otras regiones del país. Esto las convierte en lugares de gran interés desde el punto de vista ecológico y económico, y de ahí la necesidad de estudiarlos mejor. Actualmente se conoce muy poco de las escalas en las que varían los principales procesos que controlan el flujo de

material orgánico en la zona pelágica y bentónica de estos ecosistemas. Existen estudios aislados realizados sobre todo en la región del Océano Pacífico y recientemente se han empezado a estudiar las zonas aledañas a la Península de Yucatán.

La zona de surgencias frente a las costas de Baja California es la región del Pacífico mexicano donde se ha realizado la mayoría de los experimentos (> 60%) para estimar la productividad del fitoplancton (Lara-Lara *et al.* 2003).

Desde septiembre de 1997 se estableció el programa de monitoreo Imecocal <*imecocal.cicese.mx*> para estudiar la respuesta de este ecosistema a la variabilidad y el cambio climático; a la fecha se han realizado 40 campañas oceanográficas. Hasta ahora es el único programa oceanográfico en México de monitoreo continuo de procesos relacionados con la fertilidad del océano. En el cuadro 5.1 se resumen las tasas de productividad primaria obtenidas para esta región. En 2006 se inició el programa Flucar (fuentes y sumideros de carbono en los márgenes continentales del Pacífico mexicano). En julio de ese año se estableció el primer observatorio de monitoreo costero al sur de la Bahía de Ensenada, en B.C., para generar series de tiempo de variables relacionadas con el ciclo del carbono y la bomba biológica, y empezar a entender el papel de la zona costera en el secuestro de los gases invernadero, en particular el bióxido de carbono y el metano, los cuales son, hasta ahora, los principales causantes del cambio climático (Bigg 1996).

Hasta ahora la biodiversidad del fitoplancton ha sido pobremente estudiada en esta región. El mayor énfasis ha sido en las poblaciones zooplanctónicas. Entre los invertebrados y el macrozooplancton, los copépodos calanoides son el grupo de mayor diversidad y abundancia (Lavaniegos y Jiménez Pérez 2006). Además de la variabilidad estacional, los fenómenos El Niño y La Niña son las señales de variabilidad interanual más intensa en estos ecosistemas.

5.2.2 El Golfo de California

El Golfo de California es una cuenca de evaporación (Roden 1964) de aproximadamente 1 000 km de longitud y 150 km de anchura promedio; presenta un gradiente latitudinal natural que va desde condiciones tropicales y lluviosas (al sur) hasta templadas y áridas (en el norte). En general se puede dividir en dos grandes regiones: región norte, al norte de las islas Ángel de la Guarda y Tiburón; región sur, desde la boca hasta estas islas (Álvarez-Borrego 1983). La parte norte es somera, con amplitudes de mareas de hasta 10 m, mientras que la región sur es profunda, tiene comunicación con el Océano Pacífico y está influenciada por sus condiciones oceanográficas. Durante el invierno y la primavera los vientos dominantes son del noroeste; en verano y otoño del sureste y más débiles (Roden 1964); este periodo es de actividad de tormentas tropicales, ciclones y huracanes en el Pacífico tropical oriental y algunos de ellos impactan el Golfo de California (Álvarez-Borrego 1983). Este patrón de vientos provoca surgencias de aguas ricas en nutrientes en ambas costas, siendo más intensos en la parte continental durante invierno-primavera. Las temperaturas superficiales en la región norte varía de 10 °C en invierno hasta 32 °C en verano; en la región sur las temperaturas promedio en verano son mayores de 25 °C y en invierno promedian 20 °C (Valdez-Holguín *et al.* 1999); la región de las islas Ángel de la Guarda y Tiburón presentan temperaturas menores que el resto del Golfo debido a fuertes procesos de mezcla por marea y viento (Robinson 1973). De acuerdo con este patrón de temperatura, los nutrientes presentan altas concentraciones en la región de las islas y decrecen hacia el sur y hacia el norte (Álvarez-Borrego *et al.* 1978).

La alta productividad primaria del Golfo ha sido comparada con regiones tan productivas como la Corriente de Benguela, zonas de surgencia de Perú y de California (Zeitzchel 1969). En revisiones de Álvarez-Borrego (1983), Álvarez-Borrego y Lara-Lara (1991) y Lara-Lara *et al.* (2003) se ha observado que la productividad se incrementa de la boca a la región central, decrece en las islas y tiene un ligero incremento en la región norte; asimismo, se observa una variabilidad estacional con mayores valores durante invierno-primavera. Sin embargo, la mayoría de las observaciones han sido realizadas en cruceros con una cobertura espacial y temporal limitada. También es notorio que casi en su totalidad las estimaciones han sido para describir su variación y solo unas pocas para determinar aspectos fisiológicos de la productividad del fitoplancton. Solo se han llevado a cabo dos estudios acerca del flujo de carbono entre el fitoplancton y zooplancton (García-Pámanes y Lara-Lara 2001; García-Pámanes *et al.* 2007), y sobre el flujo de carbono del sistema pelágico al bentónico (Lara-Lara *et al.* 2007).

La región del Golfo de California es la segunda zona (>30%) en el Pacífico mexicano, en donde se han desarrollado más experimentos para estimar la productividad del fitoplancton (Lara-Lara *et al.* 2003) (cuadro 5.1).

El Golfo de California es de gran importancia para México debido a que su alta productividad y condiciones oceanográficas sustentan una gran biodiversidad de flora

Cuadro 5.1 Tasas de productividad primaria de los ecosistemas marinos de México

Localidad	Número de publicaciones revisadas	Fecha de muestreo	Número de mediciones	Productividad mg C m^{-3} h^{-1}			Razón de asimilación mg C mg Cl*a* h^{-1}		
				mín	máx	$\bar{x}$	mín	máx	$\bar{x}$
Zona I									
Corriente de California	2	1955	1		0.48[a]				
		1964	9	4.0	227.3[a]				
Parte Norte	5	1981	18	0.01	3.98				
				0.01	0.11[b]				
		1984	42	0.01	14.2				
				0.01	0.13[b]				
		1985	10	0.08	2.01				
				0.01	0.04[b]				
		1988	7	0.32	1.12				
				0.02	0.03[b]				
		1990	3	0.7	13.5				
Parte Centro	2	1981	6	0.1	5.0				
		1990	3	1.76	9.9				
Parte Sur	5	1964	22	0.2	594.2[a]				
				0.16	3.7[c]				
		1981	2	0.4	1.4				
		1990	3	1.1	16.7				
		1993	2	0.87	50.7	14.2			
				0.089	0.22	0.15[c]			
		1998	11		0.505[b]				
Costa de Baja California	2	1992-1994	7	0.10	21.7	4.82			
		1999	6	0.09	2.78	0.98			
Zona II									
Golfo de California	7	1992	17	0.35	4.92	1.64[c]			
		1993	7	0.06	32.6	5.60			
		1992-1993	7	0.17	10.8	3.46			
		1985	10				0.20	3.17	0.72
		1995	23			1.356[c]			
		1993	8	0.18	48.30	5.52			
		1999	10	0.20	5.08	2.99			
Parte Sur	7	1960	5	0.02	5.8[a]				
				0.002	0.08[c]				
		1967	6			15.7[a]			
		1968	14	9.2	47.5[a]				
		1981	1	0.4	0.9				
						0.19[c]			
		1983	7		25.0		6.1	15.0	10.1
				1.4	3.1	2.13[c]			
		1984	3	0.3	1.8	1.21[c]	7.8	12.0	9.5
		1990	13	2.12	21.0				

Cuadro 5.1 [*concluye*]

Localidad		Número de publicaciones revisadas	Fecha de muestreo	Número de mediciones	Productividad mg C m^{-3} h^{-1}			Razón de asimilación mg C mg Cl*a* h^{-1}		
					mín	máx	$\bar{x}$	mín	máx	$\bar{x}$
Parte Central		8	1968	5	18.8	67.0[a]				
					0.4	0.9[c]				
			1981-1982	10	2.1	36.5				
					1.35	4.37[c]				
			1983	7		35.1		4.5	11.4	8.75
					1.4	4.8	3.1[c]			
			1984	12	0.15	4.3	1.54[c]			
			1985	5	0.087	0.83	0.49[c]			
			1986	4	0.49	0.6[c]				
			1987	6	6.1	35.7				11.4
					0.05	0.275[b]				
Parte Norte		4	1968	10		50.4[a]				
						0.7[c]				
			1990	24	0.6	21.5				
			1981-1982	10		36.5				
					0.75	4.37[c]				
			1986		0.33	0.8[c]				
			1990	7	1.2	32.1				
Zona III										
Zona Oceánica	Norte	4	1981	2				3.6	10.4	
	Sur		1981	3				2.1	10.1	
	Norte		1981	2	1.3	5.0				
					0.41	1.4[c]				
	Central		1981	3	1.1	1.7				
					0.30	0.54[c]				
	Sur		1967-1968	12			377.4[a]			
	Norte y Sur		1989	7		14.12	3.06			
					0.16	1.15	0.53[c]			
	Golfo de Tehuantepec	3	1958-1959	19	0.3	94.4[a]				
			1989	12	0.20	40.4	5.30			
					0.069	1.43	0.69[c]			
			1996	9	8.60	60.5				
		1	1999	2	0.14	0.31	0.21			

[a] mg C m^{-3} d^{-1}.
[b] g C m^{-2} h^{-1}.
[c] g C m^{-2} d^{-1}.
Fuente: Lara-Lara *et al.* 2003.

y fauna, que son la base de un sector pesquero importante y del sector turístico por sus bellezas naturales. Sin embargo, la creciente población, con una mayor demanda de recursos alimenticios, ha llevado algunas pesquerías a niveles de sobreexplotación, y ha conducido a un rápido desarrollo de actividades productivas (agricultura, acuacultura e industria) que en buena parte descargan sus desechos en las costas.

Desde la perspectiva académica ha sido considerado un laboratorio natural. En él se presentan una vasta biodiversidad de organismos, con muchas especies endémicas, comerciales y de importancia ecológica. Sin embargo, no ha habido la voluntad de la sociedad para llevar a cabo planes de manejo de sus recursos que sean compatibles con otras actividades productivas y de recreación.

5.2.3 El Pacífico central mexicano

La región del Océano Pacífico tropical oriental, entre Cabo Corrientes (20° N y 105° 41′ W) y Costa Rica (10° N y 84° 15′ W) ha sido caracterizada durante mucho tiempo por la convergencia de dos sistemas de corrientes en los mares mexicanos (Badan-Dangon 1998): la Corriente Costera de Costa Rica (CCCR) y la Corriente de California (CC), que al unirse forman parte de la Corriente Norecuatorial (CNE) (Badan 1997).

Recientemente, Kessler (2006), basándose en datos de velocidad geostrófica y de deriva, señala que la CCCR llega solo hasta el Golfo de Tehuantepec, donde su parte superficial retorna hacia el sur debido a un flujo anticiclónico que obliga a la CCCR a salir de la costa y alimentar a la CNE. Kessler (2006) propone el nombre de Corriente del Oeste de México (WMC, por sus siglas en inglés), para un flujo adyacente a la costa del Pacífico mexicano con dirección al polo que se encuentra por debajo de la termoclina a partir del Golfo de Tehuantepec.

Existen pocos datos sobre la hidrografía de la región de Cabo Corrientes. Entre ellos se encuentra lo descrito por Roden (1972) en diciembre de 1969, quien menciona la presencia de una corriente inmediata a la costa de Cabo Corrientes que se intensifica en superficie, con una velocidad de hasta 46 cm s^{-1}, alcanzando ~700 m de profundidad. Más recientemente confirma este flujo costero entre Cabo Corrientes y el Golfo de Tehuantepec, donde se menciona que este flujo con dirección hacia el polo tiene un ancho de entre 90 y 180 km; se encuentra a una profundidad de entre 250 y 400 m, presenta una velocidad de entre 0.15 y 0.3 ms^{-1}, y un transporte de entre ~2.5 y 4 Sv.

Hasta ahora la región menos estudiada, 4% de los mares mexicanos en cuanto a la productividad primaria, ha sido el Pacífico central mexicano.

Desde el año 2002 se está desarrollando un estudio de monitoreo interdisciplinario, observacional y numérico de la oceanografía de la zona del Pacífico tropical frente a las costas de México (Programa Procomex). En particular, se estudia la variabilidad espacio-temporal de las características físicas, los mecanismos de generación y la productividad primaria de la corriente costera que recorre las costas mexicanas desde el Golfo de Tehuantepec hasta la entrada al Golfo de California (Lavín *et al.* 2006; Zamudio *et al.* 2007; López Sandoval *et al.* sometido).

5.2.4 El Golfo de Tehuantepec

El Golfo de Tehuantepec se ubica en la parte sur del Pacífico mexicano correspondiente a los estados de Oaxaca y Chiapas, y tiene un área aproximada de 125 000 km^2 (Fig. 5.6). Está delimitado hacia su parte oeste por Puerto Ángel, Oaxaca, y al este por el Río Suchiate en Chiapas, entre las coordenadas 96° 7′ y 92° 14′ W, 14° 30′ y 16° 13′ N. La costa se divide en dos regiones: una que comprende la mayor parte del Golfo de Tehuantepec (desde Salinas del Marqués, Oaxaca, al Río Suchiate, Chiapas), que se caracteriza por una plataforma continental amplia de fondos blandos, y otra de escasa plataforma continental principalmente de litoral rocoso correspondiente a la parte oeste de la costa de Oaxaca, a partir de Salinas del Marqués hasta Puerto Ángel. Los procesos meteorológicos más importantes en este golfo son los vientos "tehuantepecanos" que se presentan en la época de sequía (de mayo a octubre), derivados de los vientos "nortes" en el Golfo de México. Estos vientos de descenso que atraviesan el istmo hacia el Golfo de Tehuantepec, pueden exceder los 20 ms^{-1}, y producen un arrastre del agua hacia el sur que determina importantes surgencias y una mezcla considerable a lo largo del eje del viento. Esto ocasiona un descenso de la temperatura superficial, el aumento de la salinidad y cambios en la circulación. Cuando los vientos tehuantepecanos pierden fuerza se reinicia el calentamiento progresivo del agua superficial, desaparece la surgencia eólica y se restablece la circulación superficial del Golfo de Tehuantepec y de las aguas adyacentes. Las surgencias representan una bomba de nutrientes y carbono fitoplanctónico que enriquecen las aguas adyacentes en el Pacífico oriental tropical y determinan una productividad alta (Robles Jarero y Lara-Lara 1993). Durante la época de lluvias, el Golfo se comporta como un ecosis-

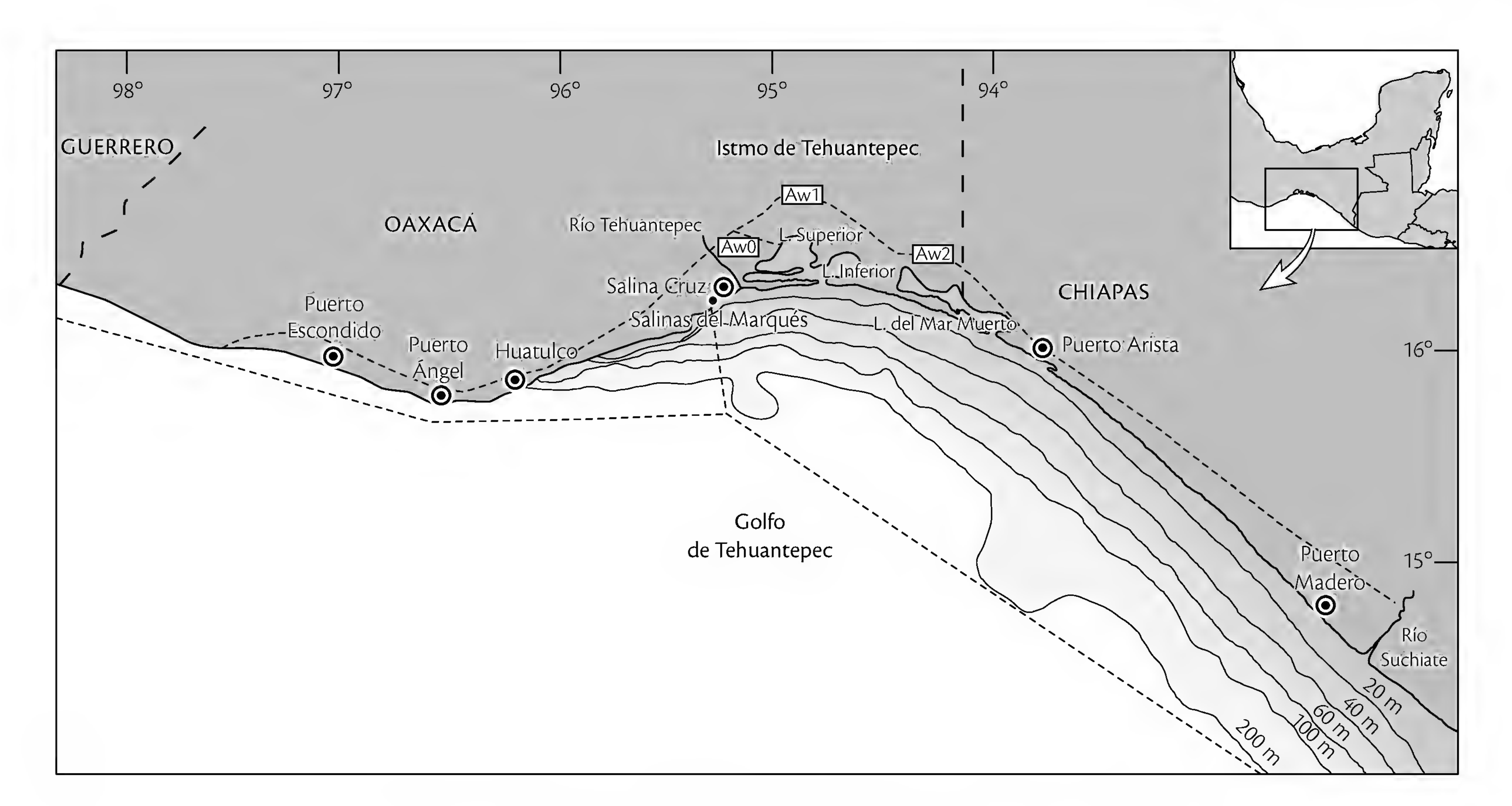


Figura 5.6 El Golfo de Tehuantepec.

tema tropical con valores bajos de biomasa y productividad del fitoplancton. Como evidencia de la alta producción derivada de las surgencias se reportan dos áreas del fondo marino con altas concentraciones de fosforita.

Hasta ahora los valores de productividad primaria reportados para la región del Golfo de Tehuantepec son muy escasos (cuadro 5.1). No se conoce aún la variabilidad estacional de la productividad para esta región (Lara-Lara *et al.* 2003).

En general, el Golfo de Tehuantepec tiene una gran importancia en el ámbito nacional por ser una región tradicionalmente pesquera, cuarto lugar en producción de camarón y ecológicamente muy productiva, ya que presenta importantes procesos físicos y ecológicos, como el fenómeno de surgencias, los aportes continentales de agua dulce y la dinámica ecológica de grandes sistemas lagunares, que determinan una producción pesquera alta. Estos procesos costeros tienen una fuerte influencia sobre la biología y ecología de las especies, por lo que se reconoce como una macrorregión ecológica marina donde confluyen dos provincias zoogeográficas marino-costeras (Mexicana y Panámica) de biodiversidad y endemismo característicos, con su límite entre ellas frente a Salina Cruz.

Dada la importancia biológica y ecológica del Golfo de Tehuantepec y la presión que existe sobre sus recursos naturales, asociada al acelerado crecimiento poblacional en la zona costera, es necesario implementar medidas de desarrollo sostenible con base en el conocimiento de la dinámica ecológica de sus recursos, sin negar las condiciones ecológicas y termodinámicas que establecen límites a la apropiación y transformación de la naturaleza, límites que no son bien conocidos y en muchos casos ya han sido sobrepasados sin lograr el deseado desarrollo sostenible.

5.2.5 El Golfo de México

El Golfo de México es una frontera internacional de México, Estados Unidos y Cuba, hacia la región del Gran Caribe en la zona noroccidental tropical, subtropical y templada del Océano Atlántico. Cinco entidades federativas de Estados Unidos bordean el Golfo (Florida, Alabama, Misisipi, Luisiana y Texas) y suman alrededor de 2 934 km de litoral de la Unión Americana. A su vez cinco estados mexicanos bordean el Golfo y uno en la costa caribe (Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo), lo que representa cerca de 3 200 km de costa. Entre México y Estados Unidos, aproximadamente 55 millones de personas viven en los estados costeros del Golfo (40 millones en Estados Unidos y 15 millones en México). Más de 80% del petróleo y más de 95%

del gas natural mexicano se produce en las costas del Golfo de México.

El Golfo está localizado en una zona de transición entre clima tropical y subtropical, entre los 18° y 30° N, y 82° y 98° W. Es una cuenca semicerrada que se comunica con el Océano Atlántico y con el Mar Caribe, por el estrecho de Florida y por el canal de Yucatán, respectivamente (Monreal Gómez y Salas de León 1997). Su batimetría varía considerablemente, alcanzando profundidades cercanas a los 4 000 m en su región central. La parte occidental tiene una extensión de norte a sur de 1 300 km, mientras que las regiones central y oriental promedian 900 km.

La superficie del Golfo de México, incluyendo el cuerpo de agua y los humedales costeros de México y Estados Unidos, es de *ca.* 1 942 500 km^2. Solo el cuerpo de agua tiene una superficie aproximada de 1 507 639 km^2. La profundidad promedio del Golfo es de *ca.* 1 615 m, y el volumen de agua es de aproximadamente 2 434 000 km^3. La cuenca del drenaje total del Golfo de México es de *ca.* 5 180 000 km^2, recibe más de 80% del agua dulce de Estados Unidos a lo largo de más de 60% de su geografía continental, y más de 62% del total nacional de México a través de más de 40% de su geografía continental. Los meses de abril a mayo constituyen el periodo de mayor descarga fluvial en las costas de Estados Unidos (después de los deshielos y lluvias continentales); de septiembre a octubre es la época de mayor descarga fluvial en las costas de México (después de las lluvias continentales). En la costa mexicana del Golfo, la estacionalidad climática-meteorológica se caracteriza por un periodo de secas de febrero a mayo, uno de lluvias de verano de junio a octubre con presencia de depresiones tropicales, y uno de frentes fríos anticiclónicos (nortes) de octubre a febrero (Wiseman y Sturges 1999). Estos tres periodos son constantes pero se traslapan de manera relativa, y su intensidad está variando por efectos del cambio climático global.

Desde el punto de vista de la estructuración, funcionalidad y mantenimiento de la biodiversidad de los ecosistemas pelágicos en el Golfo de México sobresalen cuatro elementos que han sido determinantes de la condición de interconectividad de los ecosistemas regionales: *1*] los giros anticiclónicos y ciclónicos procedentes de la Corriente del Lazo, cuyas propiedades bióticas son conservativas sobre todo en los primeros y determinan la productividad pelágica mediante afloramientos y corrientes de plataforma particularmente en los segundos; *2*] la variable pero permanente presencia de un amplio giro ciclónico en la Bahía de Campeche que determina los reclutamientos de las comunidades locales; *3*] la variación en intensidad en el abundante flujo de agua continental (en particular el proveniente de la Cuenca del Misisipi ha sido determinante de estas zonas anóxicas), y *4*] la cada vez mayor presencia de estructuras artificiales dedicadas a la extracción del petróleo que constituyen una nueva red de interconectividad para comunidades bénticas y pelágicas que ha determinado el mayor o menor éxito de reclutamiento de diversas estrategias de vida (Arenas y Salas 2005).

El Golfo de México es un mar semicerrado, parte del mediterráneo americano, que recibe un enorme volumen de agua dulce de origen continental cuyas aportaciones varían notablemente espacial y temporalmente (Riley 1937).

Recibe como elemento central en su circulación aguas del Caribe procedentes del Canal de Yucatán. Por su ubicación geostrófica, su dinámica oceanográfica está caracterizada por la fuerte corriente que proveniente del Mar Caribe penetra al Golfo de México por el Estrecho de Yucatán, forma un más o menos amplio lazo, que se denomina Corriente del Lazo, y sale hacia el Atlántico Norte por el Estrecho de la Florida para constituirse, sumándose a otros flujos, en la Corriente del Golfo (Vukovich 1988; Vidal *et al.* 1994). Por su naturaleza de corriente de borde continental oeste se caracteriza por la inestabilidad de su ruta y su variación en intensidad a lo largo del año. Esto hace que la Corriente del Lazo tenga una mayor o menor penetración dentro de la cuenca del Golfo. El flujo principal llega a penetrar hasta los 27° N. Ocasionalmente la parte norte de la Corriente del Lazo que ha penetrado en el Golfo de México se separa del flujo principal que sale por el Estrecho de la Florida manteniendo su flujo principal fijo en los 25° N. El giro aislado de la corriente tiene como característica un flujo anticiclónico y en consecuencia un amplio núcleo central cálido con propiedades conservativas que se manifiestan en isotermas deprimidas a lo largo de cientos de kilómetros horizontalmente (Wiseman y Sturges 1999).

Los ecosistemas pelágicos proveen las diásporas de colonización de las zonas costeras y su vinculación genética aun con poblaciones remotas. Son el determinante de la productividad local en las zonas neríticas, junto con los aportes de las cuencas.

El análisis de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y nutrientes en las masas de agua y su comportamiento, permite fundamentar la importancia de los giros en la distribución de esas variables, destacando los ciclónicos por el enriquecimiento que propician en aguas superficiales y subsuperficiales (según la intensidad del giro), y el encarecimiento de nutrientes en los anticiclónicos. La

productividad natural del Golfo depende de las interacciones de procesos terrestres y marinos que convergen en la zona costera, condicionados por los procesos climáticos, meteorológicos e hidrológicos. La distribución y concentración de clorofila *a* (índice de la biomasa de fitoplancton) en aguas oceánicas sugiere que el Golfo sea considerado como oligotrófico, no solo por su concentración de nutrientes, sino por el contenido de este pigmento, aun en el área de surgencia; sin embargo, en ocasiones se registran valores más altos en las aguas costeras y en la nutriclina (Biggs 1992; Biggs y Müller-Karger 1994; Sánchez 1992).

Las imágenes del *Costal Zone Color Scanner* (CZCS) muestran que la variación estacional de la clorofila es sincrónica en todo el Golfo, con los valores más altos de diciembre a febrero y los valores más bajos de mayo a julio (Müller-Karger *et al.* 1991).

La ocurrencia de huracanes produce un incremento sustancial en el aporte de nutrientes hacia la superficie, lo que causa un incremento de la biomasa de fitoplancton y en consecuencia de la productividad. Sin embargo, Franceschini y El-Sayed (1968) analizaron el efecto de los huracanes sobre la productividad y concluyeron que dada la naturaleza poco frecuente y la extensión espacial tan restringida de estos, el impacto es muy pequeño en escalas grandes de tiempo y espacio.

Las áreas costeras afectadas por ríos pequeños y estuarios presentan valores elevados de productividad. Los sistemas estuarinos pueden causar un impacto en las regiones costeras adyacentes por la exportación de nutrientes o biomasa de fitoplancton. Imágenes del CZCS muestran la presencia de estas lengüetas asociadas con los ríos (Lohrenz *et al.* 1999).

Merino Ibarra (1992) analizó la estructura y fertilización del afloramiento de Yucatán y concluyó que la distribución vertical de clorofila está caracterizada por un máximo en la termoclina, que separa las dos capas presentes en la plataforma. En esta zona se presentan los valores mayores de producción nueva, superiores a $1\ g\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$. A pesar de que las mediciones de clorofila derivadas de imágenes de satélite muestran que la región del Banco de Campeche, la plataforma del norte del Golfo y la porción frente al sur de Florida son zonas de alta biomasa fitoplanctónica (Cochrane 1962; Bogdanov *et al.* 1968; Müller-Karger 1991; Merino Ibarra 1992; Hidalgo-González y Álvarez-Borrego 2008), las mediciones de producción primaria y de los parámetros bioópticos son aún muy escasas como para corroborar la información proporcionada por los sensores remotos.

El Golfo de México es un área de gran diversidad de especie de aves y zona importante en las rutas migratorias del este del continente americano. En el Golfo existen 228 especies de aves, de las cuales 51 (22.3%) son marinas, 114 (50%) acuáticas y 63 (27.7%) terrestres. En el Golfo se ha registrado la presencia de 29 especies de mamíferos marinos: 28 de cetáceos (ballenas y delfines) y una especie de sirenio (manatí). México se distingue por compartir el hábitat de 10 de las 11 especies de tortugas marinas que existen en la actualidad.

5.3 Ecosistemas bentónicos

El conocimiento de las comunidades bénticas en México es aún escaso. La información disponible está dispersa en publicaciones puntuales o bien se halla contenida en la llamada "literatura gris". Inicialmente las comunidades bénticas que mayor atención recibieron fueron las asociadas a bancos ostrícolas distribuidas en lagunas costeras. Actualmente se puede calificar la composición faunística en dichos sistemas y en el ambiente marino inmediato como diversa. Los fila de invertebrados que han sido identificados son: Annelida, Arthropoda, Brachiopoda, Cnidaria, Echinodermata, Mollusca, Nemertina, Porifera, Sipunculida, Kinorhyncha, Nematoda, Platyhelmintes, Sarcomatigofora y Tardigrada (Escobar Briones 2000).

5.3.1 El ecosistema bentónico

La plataforma continental

Los cuatro mayores sistemas de surgencias del mundo están dominados por pelágicos menores. De forma similar, la familia de crustáceos Galatheidae, que cuenta con más de 200 especies, tiene cinco especies dominantes, todas ellas asociadas a zonas de surgencias: *Pleuroncodes plannipes* en la Corriente de California, *P. monodon* y *Cervimunida johni* en Perú, *Munida rigusa* en las Islas Canarias y *M. gregaria* en el Estrecho de Benguela. Al alcanzar dos años de edad estos organismos se vuelven bénticos. En la costa oeste de Baja California se presentan grupos de *P. plannipes* de cientos de metros o varios kilómetros, que solo pueden vivir donde abunda el alimento.

En los ambientes marinos, los principales grupos del bentos lo constituyen los anélidos poliquetos, los crustáceos y los moluscos. Entre ellos, los poliquetos son generalmente los animales más frecuentes y abundantes de la macrofauna béntica, y son también de los grupos con

mayor riqueza específica. Pueden representar más de un tercio del número de especies macrobénticas presentes en un tiempo y espacio determinados (Knox 1977).

La elevada diversidad específica y morfológica de los poliquetos, así como sus estrategias adaptativas, han permitido una amplia dispersión de ellos en el ambiente acuático. Sus miembros viven sobre todo en zonas marinas, aunque también los encontramos en aguas salobres y dulces. Los animales que integran este grupo de invertebrados son en general de vida libre, aunque algunos son comensales y están asociados a esponjas, celenterados, equinodermos, moluscos, crustáceos y otros poliquetos. Ecológicamente, forman parte de cualquier red trófica que exista en el bentos y algunas de las especies pueden ser indicadores del estado de salud del ecosistema (Pocklington y Wells 1992).

Parte de la materia orgánica llega al fondo del mar permitiendo un desarrollo importante de las comunidades bénticas. Así por ejemplo, en las regiones de la plataforma continental entre Tijuana y Punta Banda, B.C., en la Bahía de Todos Santos, B.C., en bahía de San Quintín, B. C., y en Bahía Magdalena, B.C.S., encontramos una elevada diversidad de macrofauna y particularmente de anélidos, poliquetos, crustáceos y moluscos (Díaz-Castañeda y Harris 2004; Díaz-Castañeda *et al.* 2005).

México alberga una significativa diversidad de equinodermos, de los cuales diversas especies, algunas de importancia comercial, están presentes en la costa oeste de Baja California. El erizo rojo (*S. franciscanus*) y el morado (*S. purpuratus*) alcanzan elevadas densidades en profundidades someras, cerca de los mantos de sargazo *Macrocystis pyrifera*.

El Golfo de California es reconocido como uno de los cinco mares más productivos y biológicamente diversos del mundo. Hendrickx *et al.* (2005) elaboraron un listado de la macrofauna del Golfo de California en el que documentaron 60 familias y 575 especies de poliquetos. Hasta ahora se han registrado aproximadamente 1 100 especies en el Pacífico mexicano; más de la mitad están presentes en la plataforma continental del Golfo de California, encontrándose 49 familias, 282 géneros y 767 especies, la mayoría de las cuales han sido recolectadas frente a las costas de los estados de Baja California Sur (38 familias y 379 especies), Sinaloa (44 familias y 361 especies), y Baja California (40 familias y 243 especies) (Solis Weiss y Hernández Alcántara 1996).

Hasta ahora se han publicado más de 30 trabajos que hacen mención de los poliquetos bénticos del Golfo de California e incluyen material proveniente de lagunas costeras, zonas intermareales y plataforma continental (Solis Weiss y Hernández Alcántara 1996).

El bentos del Golfo de México se ha estudiado ampliamente en la zona costera. Los hábitats mejor documentados incluyen la plataforma continental nerítica lodosa, arrecifes de coral o de ostiones, marismas salobres, raíces de manglar, pantanos y pastos marinos en lagunas costeras y estuarios, y en menor grado las playas y costas rocosas. Recientemente se ha iniciado la exploración de las comunidades bénticas del talud continental asociadas a los fondos con actividad quimiosintética, junto con las comunidades bénticas de cañones, escarpes y montes de la planicie abisal. De los resultados existentes se puede reconocer que existe una diversidad grande de ecosistemas, hábitats y especies. Esto permite sugerir que el Golfo de México tiene una biodiversidad potencial elevada, equivalente a la reconocida en ecorregiones terrestres de ambientes tropicales y subtropicales. Las listas de especies bentónicas para vertebrados e invertebrados son extensas, y se han ubicado en 27 de los 28 fila reconocidos para ambientes marinos, incluyendo 13 endémicos marinos. De estos fila, seis son frecuentes y abundantes en las comunidades bénticas del Golfo de México: gusanos poliquetos, crustáceos peracáridos y decapados, equinodermos, moluscos, nemátodos e hidroides. Entre las comunidades bénticas más complejas en el Golfo de México se han reconocidos las asociaciones de otros componentes bénticos sésiles, como son los de pastos marinos, de microalgas carbonatadas, de gusanos pogonóforos y de arrecifes de coral. La riqueza de especies en la planicie abisal es similar a la que se ha reconocido en la plataforma continental, pero la composición de especies es diferente, al igual que la talla de los organismos, que tiende a disminuir con la profundidad. Actualmente se han registrado aproximadamente 300 especies de ostrácodos bentónicos, agrupadas en cinco asociaciones faunísticas (Escobar Briones 2000).

El mar profundo

El mar profundo se define como la porción de los mares localizada a profundidades mayores de 200 m. A pesar del área extensa que abarcan, el conocimiento actual es limitado con respecto a otros hábitats profundos. El mar profundo se extiende por miles de kilómetros sin barreras físicas o biológicas. Estos hábitats se distinguen de cualquier ecosistema en el planeta y se caracterizan por una productividad biológica baja, energía física relativamente baja (corrientes de velocidades <0.25 nudos), ta-

sas biológicas reducidas por la temperatura baja (2 a 4 °C) y el aporte alimentario limitado, de 1 a 10 g C m^{-2} $año^{-1}$, donde el fitodetrito es el principal aporte alimentario. La biomasa béntica de los fondos lodosos representa de 0.001 a 1% de la biomasa de aguas marinas someras. La mayoría de las especies que viven en estos fondos son endémicas, y la diversidad es elevada registrándose entre 21 y 250 especies en un área de 0.25 m^2 de lodo de mar profundo. El mar profundo en México presenta una diversidad de hábitats que incluyen taludes continentales, trincheras, dorsales y zonas de subducción y expansión, montes marinos, ventilas hidrotermales, infiltraciones de metano y cañones submarinos que se distribuyen como islas en la vastedad de los fondos lodosos. Estos hábitats difieren de los fondos lodosos por la presencia de sustratos duros y niveles de productividad comúnmente elevados a veces sostenidos por quimiosíntesis con agregaciones grandes de invertebrados y bacterias que responden en forma diferente a los impactos antropogénicos y al cambio climático. El conocimiento sobre diversidad biológica y características ambientales se ha concentrado en el Golfo de México y el Golfo de California. Respecto a procesos solamente conocemos de manera incipiente el flujo de partículas al fondo y la tasa metabólica de las comunidades asociadas a los fondos marinos en el Golfo de México. Entre las principales amenazas para el mar profundo en México se prevé el desecho de basura industrial, urbana y proveniente de naves, la pesca profunda con líneas, la extracción de minerales, petróleo y gas. Es importante señalar que la pesquería en ambientes profundos no es sustentable dada la tasa lenta de crecimiento de los peces e invertebrados y su lenta tasa de reclutamiento. El conocimiento sobre los grupos taxonómicos es limitado debido al número reducido de expertos en la gran mayoría de los taxa marinos y en particular de aquellos que ocurren en el mar profundo. El financiamiento limitado para el estudio de este tipo de hábitats y el costo elevado en equipos e infraestructura para su estudio es uno de los grandes retos a vencer en las próximas décadas. A pesar de que existe un acoplamiento entre columna de agua y el fondo marino y el cambio climático, como lo comprueban los registros paleoceanográficos, es difícil predecir el impacto que el cambio climático tendrá sobre los ecosistemas profundos; sin embargo, es cierto que los cambios que se den sobre la producción primaria debido al cambio global alterarán la cantidad de alimento que llegue al mar profundo, de por sí limitado en alimento. A la fecha solamente existe un punto de monitoreo en el largo plazo en mar profundo que se ha ubicado en el Golfo de México (Escobar Briones 2000).

La diversidad de este complejo en el SW del Golfo de México se ha estimado en un total de 1 422 especies. La mayoría de los registros faunísticos de que se dispone son de tipo descriptivo y la información cuantitativa se restringe a especies de importancia comercial (ostiones, almejas, camarones peneidos).

5.3.2 Las ventilas hidrotermales

Como uno de los frutos de la cooperación científica internacional, México ha tenido la oportunidad de participar en la exploración oceanográfica del mar profundo. Este ambiente inhóspito cuyas condiciones de absoluta oscuridad, temperaturas cercanas al punto de congelación y presión hidrostática superior a las 200 atmósferas, ha representado en las últimas tres décadas un verdadero desafío para la ciencia y la tecnología modernas. Gracias al desarrollo de nuevas tecnologías tales como sumergibles autónomos y sistemas robóticos, los secretos del mar profundo han venido progresivamente siendo desvelados. En este ambiente tan particular, la oceanografía moderna ha tratado de encontrar la respuesta a fenómenos sísmicos, el desplazamiento de las placas tectónicas, la concentración de minerales estratégicos y los centros de emisión de calor del interior de la Tierra. Sin embargo, quizá las preguntas más intrigantes en este misterioso ambiente están relacionadas con las posibilidades de encontrar los primordios a partir de los cuales irradiaron las primeras formas de vida en el planeta. Sobre los vastos espacios profundos de las cuencas oceánicas, reconocidos como zonas abisales por los primeros exploradores del siglo XIX, se han descubierto a partir de 1977 (Ballard 1977; Corliss *et al.* 1979) formas de vida y adaptaciones fisiológicas desconcertantes, cuyo estudio ha requerido el replanteamiento de conceptos evolutivos tales como los mecanismos de especiación y distribución de formas de vida marina a lo largo del tiempo (Grassle 1982, 1985; Soto y Molina Cruz 1986). Actualmente, el progreso de la investigación oceanográfica del mar profundo, aunada a la incorporación de técnicas de filogenética molecular, ha estimulado nuevamente el debate sobre la búsqueda del ancestro universal en ecosistemas reconocidos como extremos, por sus características altamente reductoras, temperaturas superiores a 300 °C y energía química secuestrada en compuestos minerales capaz de ser utilizada en la síntesis de compuestos orgánicos mediante la quimiosíntesis. Solo los microorganismos hipertermofí-

licos que habitan en sistemas geotérmicos y las llamadas ventilas hidrotermales en el mar profundo son capaces de subsistir con éxito en dichos ambientes. Sin duda una de las implicaciones de mayor importancia de este fenómeno adaptativo es la proximidad genética (pequeñas subunidades de RARN y duplicación de genes) de estos microorganismos hipertermofílicos con un posible ancestro universal (Pace 1991) a partir del cual se originaron las tres ramas filogenéticas primarias: Archaea, Bacteria y Eucarya.

En nuestro país la investigación del mar profundo es aún incipiente y son pocos los recursos humanos y físicos que se invierten en su estudio. Las ventilas hidrotermales se originan en las fisuras del piso oceánico, cuando las grandes placas tectónicas se desplazan sobre la corteza terrestre, dejando espacios por los que se filtra agua oceánica con temperaturas de 2 a 4 °C. Al calentarse el agua por su proximidad con la cámara magmática, la diferencia de densidad ocasiona su expulsión a manera de géiser submarino (temperaturas >300 °C), disolviendo a su paso los contenidos minerales de rocas de la propia corteza.

En las aguas del Pacífico frente a las costas de Manzanillo (21° N), y en la porción central del Golfo de California, en la llamada Cuenca de Guaymas, a profundidades mayores de los 2 000 m, se han localizado a partir de los años setenta (Lonsdale 1985) sistemas hidrotermales cuyas complejas formas de vida han atraído la atención de la comunidad científica internacional. Actualmente, el avance del estudio del mar profundo ha revelado que estos sistemas de vida también se presentan en zonas poco profundas (<1 000 m) como el Escarpado de Florida y la costa de Luisiana, en el Golfo de México (Paull *et al.* 1984; Brooks *et al.* 1987), y en los márgenes de subducción de las placas tectónicas frente a las costas de Oregon y Japón (Kulm *et al.* 1986; Saino y Otha 1989). Algunas de estas localidades no necesariamente exhiben altas temperaturas, pero todas coinciden en contar con la presencia de las especies químicas, vitales para las bacterias quimiolitoautotróficas.

Los estudios se han concentrado esencialmente en tres aspectos básicos: *1*] la estructura y el funcionamiento de la comunidad de megafauna (organismos reconocibles por su tamaño en registros video y fotográficos; *2*] estrategia trófica de los organismos predominante, y *3*] las características sedimentarias de la materia orgánica depositada en sitios próximos a las ventilas hidrotermales (De la Lanza-Espino y Soto 1999; Soto 2004).

Gracias a varias expediciones exploratorias en la Cuenca de Guaymas se ha podido estimar la biodiversidad de especies de megafauna, la cual se aproxima a más de 14 (Soto y Grassle 1988).

En la Cuenca de Guaymas se reconocen cuatro fuentes importantes de carbono orgánico: el carbono autigénico producido a partir de la quimiosíntesis de bacterias sulfo-oxidativas; el carbono de origen metanogénico; el carbono generado por la vía de los hidrocarburos fósiles presentes, y el carbono autotrófico producido por la fotosíntesis. El organismo que mejor refleja su dependencia del carbono orgánico de origen quimiosintético es *R. pachyptyla* (^{13}C, de 12.7 a 13.2%), en tanto que su análogo funcional en sustrato sedimentario suave, el bivalvo *Vesicomya gigas*, muestra un valor de carbono isotópico empobrecido (^{13}C, de 35.9 a 35.4%).

La complejidad de las fuentes de carbono orgánico presentes en la Cuenca de Guaymas requiere también examinar la distribución, la concentración y la alteración de la materia orgánica sedimentaria por los procesos hidrotermales. El flujo vertical de carbono incorporado al sistema bentónico profundo puede inferirse a partir del cálculo de las proporciones de carbono, nitrógeno y fósforo (106:16:1). En el caso de la materia sedimentaria en la Cuenca de Guaymas esta proporción resulta ser alta (2 692:57:1 y 2 130:25:1) en los sitios próximos a ventilas activas (>29 °C): esto confirma la importancia de la exportación de carbono quimiosintético al ambiente abisal inmediato a las ventilas. Los ambientes hidrotermales profundos presentes en el Océano Pacífico oriental son sitios idóneos para la formulación de programas internacionales de cooperación científica en virtud de la importancia estratégica que representan para la futura extracción de minerales de alta pureza y el estudio de fármacos de actividad anticarcinogénica (Ayala-Castañares y Knox 2000).

5.4 Prioridades de investigación

Recientemente, la comunidad académica internacional ha desarrollado diversos esfuerzos para identificar los temas más urgentes de investigación que sienten las bases para avanzar en el conocimiento de los ecosistemas marinos y el uso sustentable de sus recursos, y que proporcione los elementos para enriquecer la toma de decisiones. En general, entre los temas principales están los siguientes:

- El consumo de alimentos y la salud humana.
- Mejorar la salud de los ecosistemas.
- El uso sustentable de los recursos naturales.

- El papel del océano en la variabilidad y el cambio climáticos.
- La mitigación de los riesgos por fenómenos naturales.

Asimismo, se han propuesto varios elementos transdisciplinarios. Estos incluyen:

- Incrementar el entendimientos básico del océano.
- El apoyo a la investigación marina mediante la observación y la infraestructura pertinente.
- La expansión de la educación marina.

De manera particular se requiere:

- Establecer un sistema de monitoreo oceánico para medir la variabilidad y el cambio climático a escalas de mediano y largo plazos, así como medir las variables físicas, químicas y biológicas en regiones representativas de los mares mexicanos.
- Entender cómo cambia la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas marinos a lo largo del tiempo y el espacio, en función de la variabilidad y el cambio climáticos y las actividades humanas.
- Estudios de indicadores de la ecología y ecofisiología del plancton para mejorar la interpretación de los registros del pasado por medio de los fósiles en los sistemas sedimentarios.
- Estudios a gran escala de los flujos entre el océano y la atmósfera de los gases de efecto invernadero para entender la capacidad de secuestro del océano.
- Aumentar el conocimiento de la biodiversidad marina, sus fronteras y sus patrones geográficos.
- Mejorar los métodos para escalar los modelos de escala global para predecir los efectos locales y regionales para los procesos biogeoquímicos en el océano.
- Mejorar los métodos para escalar a partir de observaciones locales y estimar la producción primaria y secundaria a escala global.
- Establecer sistemas de alerta temprana sobre los efectos de la eutroficación, mareas rojas, sustancias tóxicas y especies invasivas.
- Un mejor entendimiento de la magnitud de los reservorios de carbono y de los mecanismos responsables de los flujos, para entender el papel del océano en el cambio climático.
- Un mejor entendimiento de los mecanismos básicos en la interacción de la atmósfera y el océano en cuanto a los intercambios fundamentales de momentum, transferencia de especies químicas, calor y humedad.

El mayor vacío en la comprensión de los ecosistemas marinos es el desconocimiento a largo plazo, y a diversas escalas espacio-temporales, de los procesos ecológicos más relevantes que son los responsables de proporcionar los bienes y servicios de los ecosistemas.

En México tenemos un desconocimiento total del funcionamiento de los ciclos biogeoquímicos marinos (carbono y nitrógeno, principalmente). Desconocemos asimismo la magnitud de los reservorios y flujos de los elementos antes mencionados, en la mayoría de los ecosistemas marinos.

Hasta ahora, es aún muy incipiente el conocimiento sobre la respuesta de los ecosistemas marinos a la variabilidad (*i.e.*, El Niño y La Niña) y el cambio climáticos. Por la magnitud de los efectos en los sistemas naturales y los impactos socioeconómicos debe ser uno de los temas de investigación de mayor prioridad en la agenda científica.

Con excepción de las especies de fauna y flora de interés económico, en general conocemos muy poco sobre la biodiversidad marina de todos los grupos, tanto pelágicos como bentónicos. El problema es aún más crítico por la carencia y motivación de recursos humanos para el trabajo taxonómico.

Es urgente conocer las consecuencias ambientales y socioeconómicas de los cambios en los servicios que nos proporcionan los ecosistemas.

5.5 Retos para la toma de decisiones

El océano es vasto y complejo, es un reto muestrearlo, observarlo y modelarlo. Los procesos oceánicos varían en una amplia escala espacial y temporal, desde segundos hasta décadas, desde micras hasta miles de kilómetros, y muchos procesos están enlazados de maneras que aún no entendemos.

Los ecosistemas marinos forman parte integral de nuestro modelo de desarrollo. Como se mencionó, ellos cubren los ecosistemas pelágicos en la plataforma continental y en las aguas oceánicas. Lo mismo puede decirse de los ecosistemas bentónicos en la plataforma y en el océano profundo. Los ecosistemas marinos están conectados con los terrestres, no únicamente a lo largo de la zona costera, sino también por los ríos y diversos escurrimientos. Los ecosistemas marinos contienen una inmensa diversidad biológica; están estructurados por complejas interacciones físicas, químicas, geológicas y ecológicas, las cuales proveen abundantes bienes y servicios que apo-

yan el desarrollo de la sociedad y son esenciales para mantener la vida en el planeta. Sin embargo, estos ecosistemas son finitos y vulnerables a la sobreexplotación y mal uso, todo como resultado de las múltiples actividades socioeconómicas.

Nuestro país necesita un océano saludable y biológicamente diverso; esto solo puede lograrse si contamos con un amplio entendimiento de los procesos que regulan las poblaciones de los diversos ecosistemas marinos. México necesita avanzar en las investigaciones de las ciencias marinas tanto básica como aplicada, desarrollar una estrategia nacional comprensiva que establezca las prioridades de investigación marina para resolver los asuntos urgentes, desde la escala nacional a la local, aprovechando la infraestructura existente e identificando las necesidades futuras.

A medida que la infraestructura científica y tecnológica mundial avanza, nuestro país requiere la participación de varias fuentes de apoyo, tanto gubernamental como privado. La investigación marina requiere cubrir una multitud de regiones geográficas, fenómenos ambientales e implicaciones regulatorias. Lo que comenzó como una actividad de investigación dirigida a entender la hidrografía básica, la circulación y las corrientes oceánicas, y la evaluación de poblaciones pesqueras, ahora requiere extenderse a una investigación multidisciplinaría, interdisciplinaria, transdisciplinaria y multiinstitucional, para atender algunos de los retos actuales más preocupantes del sistema terrestre (*i.e.*, cambio climático, manejo de ecosistemas, salud pública, mitigación de fenómenos naturales, etc.) desde la escala local hasta la mundial.

Esta evolución requiere un plan de investigación oceánica que maximice las oportunidades para colectar, administrar y analizar datos oceánicos; que provea maneras de compartir recursos, y que al final proporcione la información requerida para que los tomadores de decisiones lo hagan con bases científicas sobre el uso y la protección del océano.

Los mares y la zona costera de México son uno de los pilares para el desarrollo nacional. De manera desafortunada el deterioro ambiental, con la consecuente pérdida de la biodiversidad marina y de muchos recursos socioeconómicos, cada día sigue incrementándose. Nuestro país es actualmente uno de los que tienen los ecosistemas marinos más frágiles y vulnerables ante los impactos de los fenómenos naturales y los antropogénicos.

En el contexto internacional, el capítulo 17 de la Agenda 21 describe las principales acciones relacionadas con el uso sustentable de los recursos marinos, y establece un plan de acción y las prioridades para avanzar hacia el desarrollo sustentable. Desafortunadamente, hasta hoy, nuestro país no ha integrado ni ha adoptado en forma responsable los principios de la sustentabilidad. Es urgente que se promueva la construcción de las Agendas 21 locales, en el nivel municipal, para después integrar las Agendas 21 estatales y por último la Agenda 21 nacional, para desarrollar las estrategias que nos lleven a armonizar el desarrollo social, con lo económico, lo ambiental, que nos permitan crear la institucionalidad para establecer las políticas públicas que permitan elevar la calidad de vida de la sociedad con base en una explotación racional de los recursos marinos.

Referencias

Álvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California, en B.H. Ketchum (ed.), *Estuaries and enclosed seas*. Elsevier, Amsterdam, pp. 427-449.

Álvarez-Borrego, S., y R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California, en J.P. Dauphin y B. Simoneit (eds.), *The Gulf and the Peninsular Province of the Californias*. American Association of Petroleum Geologists Memoir 47, Tulsa, pp. 555-567.

Álvarez-Borrego, S., J.A. Rivera, G. Gaxiola-Castro, M. Acosta-Ruiz y R. Schwartzlose. 1978. Nutrientes en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* **5**:53-71.

Arenas, V., y J. Salas. 2005. El Golfo de México. Una aproximación a los determinantes de su biodiversidad, en J. Hernández Aguilera, J.A. Ruiz Nuño, R. Toral Almazán y V. Arenas (eds.), *Camarones, langostas y cangrejos de la costa este de México*, vol. 1. Conabio-Estudio y Conservación de la Naturaleza, A.C., México.

Ayala-Castañares, A., y R.A. Knox. 2000. Opportunities and challenges for Mexico-U.S. cooperation in the ocean sciences. *Oceanography* **13**:79-82.

Badan, A. 1997. La Corriente Costera de Costa Rica en el Pacífico mexicano, en M.F. Lavín (ed.), *Contribuciones a la oceanografía física en México*. Monografía 3, Unión Geofísica Mexicana, México, pp. 141-171.

Badan-Dangon, A. 1998. Coastal circulation from the Galápagos to the Gulf of California, en A.R. Robinson y K.H. Brink (eds.), *The Sea*, vol. 11, John Wiley, Nueva York, pp. 315-343.

Ballard, R.D. 1977. Notes on a major oceanographic find. *Oceanus* **20**:35-44.

Bayley, R.G. 1995. *Ecoregions of the oceans*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C., LTC Graphics, Denver.

Bigg, G.R. 1996. *The oceans and climate.* Cambridge University Press, Cambridge.

Biggs, D.C. 1992. Nutrients plankton and productivity in a warm-core ring in the western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* **97**:2143-2154.

Biggs, D.C., y F.E. Müller-Karger. 1994. Ship and satellite observations of chlorophyll stocks in interacting cyclone-anticyclone eddy pairs in the western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* **99**:7371-7384.

Bogdanov, D.V., V.A Sokolov y N.S. Khromov. 1968. Regions of high biological and commercial productivity in the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Oceanology* **8**:371-381.

Brooks, J.M., M.C. Kennicutt II, C.R. Fisher, S.A. Macko, K. Cole *et al.* 1987. Deep-sea hydrocarbon seep communities: Evidence for energy and nutritional carbon sources. *Science* **238**:1138-1142.

Cochrane, J.D. 1962. The cool surface water and front on the western flank of the Yucatán Current. *Journal of Geophysical Research* **67**:1632.

Corliss, J.B., J. Dymond, L.I. Gordon, J.M. Edmond, R.P. von Herzen *et al.* 1979. Submarine thermal springs on the Galápagos Rift. *Science* **203**:1073-1083.

De la Lanza-Espino, G., y L.A. Soto. 1999. Sedimentary geochemistry of hydrothermal vents in Guaymas Basin, Gulf of California, Mexico. *Applied Geochemistry* **14**:499-510.

Díaz-Castañeda, V., y L. Harris. 2004. Biodiversity and structure of the polychaete fauna from Bahía Todos Santos, Baja California, Mexico. *Deep-Sea Research II: Tropical Studies in Oceanography* **51**:827-847.

Díaz-Castañeda, V., A. de León y E. Solano. 2005. Structure and composition of the polychate community from Bahía San Quintín, Pacific coast of Baja California, Mexico. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* **104**:75-99.

Escobar Briones, E. 2000. La biodiversidad del mar profundo en México. *Biodiversitas* **29**:2-6.

Fiedler, P.C., y L.D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* **69**: 143-180.

Flucar. Flujos de carbono. Fuentes y sumideros de carbono en los márgenes continentales en el Pacífico mexicano, en <*http://flucar.cicese.mx*>.

Franceschini, G.A. y S.Z. El-Sayed. 1968. Effect of Hurricane Inez (1966). On the hydrography and productivity of the western Gulf of Mexico. *Ocean Dynamics* **21**:193-202.

García-Pámanes, J., y J.R. Lara-Lara. 2001. Pastoreo por el microzooplancton en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* **27**:73-90.

García-Pámanes, J., J.R. Lara-Lara y C. Bazán-Guzmán. 2007. Pastoreo por el mesozooplancton en la región central del Golfo de California: un estudio estacional, en B. Hernández de la Torre y G. Gaxiola-Castro (eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México.* Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, pp. 141-155.

Grassle, J.F. 1982. The biology of hydrothermal vents: A short summary of recent findings. *Marine Technology Society Journal* **16**:33-38.

Grassle, J.F. 1985. Hydrothermal vents animals: Distribution and biology. *Science* **229**:713-717.

Hayden, B.P., G.C. Ray y R. Dolan. 1984. Classification of coastal and marine environments. *Environmental Conservation* **11**:199-207.

Hendrickx, M.E., R.C. Brusca y L.T. Findley (eds.). 2005. *Listado y distribución de la macrofauna del Golfo de California, México.* Parte 1. *Invertebrados.* Arizona-Sonora Desert Museum-Conservation International.

Hidalgo-González, R., y S. Álvarez-Borrego. 2008. Water column structure and phytoplankton biomass profiles in the Gulf of Mexico. *Ciencias Marinas* **34**:197-212.

Imecocal. Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California, en <*http://imecocal.cicese.mx*>.

Kessler, W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* **69**:181-217.

Knox, G. 1977. The role of polychaetes in benthic soft-bottom communities, en D. Reish y K. Fauchald (eds.), *Essays of polychaetous annelids in memory of Dr. Olga Hartman.* Allan Hancock Foundation, Los Ángeles, pp. 547-604.

Kulm, L.D., E. Suess, J.C. Moore, B. Carson, B.T. Lewis *et al.* 1986. Oregon subduction zone: Venting, fauna, and carbonates, *Science* **231**:561-566.

Lara-Lara, J.R., E. Millán-Núñez, R. Millán-Núñez y C. Bazán-Guzmán. 2003. Producción primaria del fitoplancton en el Pacífico mexicano (1992-2000), en M.T. Barreiro-Güemes, M.E. Meave del Castillo, M. Signoret-Poillon, M.G. Figueroa-Torres (eds.), *Planctología Mexicana.* Sociedad Mexicana de Planctología, A.C., México, pp. 103-124.

Lara-Lara, J.R., J. García-Pámanes y C. Bazán-Guzmán. 2007. Flujo vertical de materia orgánica particulada en la región central del Golfo de California, en B. Hernández de la Torre y G. Gaxiola-Castro (eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México.* Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, pp. 383-395.

Lavaniegos, B.E., y L.C. Jiménez-Pérez. 2006. Biogeographic inferences of shifting copepod distribution during 1997-1999 el Niño and la Niña in the California Current. *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans* **4**:113-158.

Lavín, P.M., E. Beier., J. Gómez-Valdés, V.M. Godínez y J. García. 2006. On the summer poleward coastal current off SW México. *Geophysical Research Letters* **33**, L02601, doi:10.1029/2005GL024686.

Lohrenz, S.A., D.A. Wiesenburg, R.A. Arnone y X. Chen. 1999. What controls primary production in the Gulf of Mexico?, en H. Kumpf, K. Steidinger y K. Sherman (eds.),

The Gulf of Mexico large marine ecosystem: Assessment, sustainability, and management. Blackwell Science Ltd., Malden, pp. 151-170.

Longhurst, A. 1998. *Ecological geography of the sea*. Academic Press, San Diego.

Lonsdale, P.F. 1985. A transform continental margin rich in hydrocarbons, Gulf of California. *American Association of Petroleum Geologist Bulletin* **69**:1160-1180.

López Sandoval, D.C., J.R. Lara-Lara, M.F. Lavín, S. Álvarez-Borrego y G. Gaxiola Castro. 2009. Primary productivity observations in the eastern tropical Pacific off Cabo Corrientes, Mexico. *Ciencias Marinas* **35**:169-182.

Mann, K.H. 1989. *Ecology of coastal waters.* Studies in Ecology 8. University of California Press, Berkeley.

Margalef, R. 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona.

Merino Ibarra, M. 1992. *Afloramiento en la Plataforma de Yucatán: estructura y fertilización.* Tesis de doctorado. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México.

Monreal Gómez, M.A. y D.A. Salas de León. 1997. Circulación y estructura termohalina del Golfo de México, en M.F. Lavín (ed.), *Contribuciones a la oceanografía física en México.* Monografía 3. Unión Geofísica Mexicana, México, pp. 183-199.

Müller-Karger, F.E., J.J. Walsh, R.H. Evans y M.B. Meyers. 1991. On the seasonal phytoplankton concentration and sea surface temperature cycles of the Gulf of Mexico as determined by satellites. *Journal of Geophysical Research* **96**:12645-12665.

Pace, N.R. 1991.Origin of life-facing up to the physical setting. *Cell* **65**:531-533.

Paull, C.K., B. Hecker, R. Commeau, R.P. Freeman-Lynde, C. Neumann *et al.* 1984. Biological communities at the Florida escarpment resemble hydrothermal vent taxa. *Science* **226**:965-967.

Pocklington, P., y P.G. Wells. 1992. Polychaetes: Key taxa for marine environmental quality monitoring. *Marine Pollution Bulletin* **24**:593-598.

Ray, G.C., B.P. Hayden y R. Dolan. 1982. *Development of a biophysical coastal and marine classification system. National Parks, conservation and development. The role of protected areas in sustaining society.* IUCN, Gland, Suiza.

Riley, G.A. 1937. The significance the Mississippi River drainage for biological conditions in the northern Gulf of Mexico. *Journal of Marine Research* **1**:60-74.

Robinson, M.K. 1973. Atlas of monthly mean sea surface and subsurface temperatures in the Gulf of California, Mexico. *San Diego Society of Natural History Memoir* 5.

Robles-Jarero, E.G., y J.R. Lara-Lara. 1993. Phytoplankton biomass and primary productivity by size classes in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Plankton Research* **15**:1341-1358.

Roden, G. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California, en T.H. van Andel y G.G. Shor Jr. (eds.), *Marine Geology of the Gulf of California: A symposium.* (Memoir No. 3). American Association of Petroleum Geologist, Tulsa, pp. 30-58.

Roden, G. 1972. Termohaline structure and baroclinic flow across the Gulf of California entrance and in the Revillagigedo Island region. *Journal of Physical Oceanography* **2**:177-183.

Ryther, J.H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science* **166**:72-76.

Saino, T., y S. Otha. 1989. $^{13}C/^{12}C$ and $^{15}N/^{14}N$ ratios of vesicomyid clams and a vestimentiferan tubeworm in the subduction zone east of Japan. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* **71**:169-178.

Sánchez, L. 1992. *Primary productivity of the nortwest Gulf of Mexico: Shipboard measurement in July 1990, October 1990, and March 1991.* M.S. Thesis, Texas A&M University, College Station,Texas.

Santamaría del Ángel, E., S. Álvarez-Borrego y F.E. Müller-Karger, 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *Journal of Geophysical Research* **99**:7411-7421.

Seiter, K, C. Hensen, J. Schröter y M. Zabel. 2004. Organic carbon in surface sediments defining regional provinces. *Deep-Sea Research I: Oceanographic research papers* **51**: 2001-2026.

Sherman, K., y L.M. Alexander (eds.). 1986. *Variability and management of large marine ecosystems*. AAAS Selected Symposium 99. Westview Press, Boulder.

Solís Weiss, V., y P. Hernández Alcántara. 1996. *Atlas de anélidos poliquetos de la plataforma continental del Golfo de California. Informe técnico*. Laboratorio de Ecología Costera, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México.

Soto, L.A. 2004. Research of extreme environments in the deep-sea, en A. Luis Soto (ed.), *Agustín Ayala Castañares: universitario, impulsor de la investigación científica*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México, pp. 311-318.

Soto, L.A., y A. Molina Cruz. 1986. Exploración submarina de ventilas hidrotermales en la Cuenca de Guaymas. *Ciencia y Desarrollo* **67**:17-26.

Soto, L.A., y J.F. Grassle. 1988. Megafauna of hydrothermal vents in Guaymas Basin, Gulf of California. *Joint Oceanographic Assembly* Abstract 488. IABO.

Sullivan, K., y G. Bustamante. 1999. *Setting geographic priorities for marine conservation in Latin America and the Caribbean*. The Nature Conservancy, Arlington.

Thorson, G. 1971. *La vida en el mar*. Editorial Guadarrama, Madrid.

Valdez-Holguín, J.E., S. Álvarez-Borrego y C.C. Trees. 1999. Seasonal and spatial characterization of the Gulf of California phytoplankton photosynthetic parameters. *Ciencias Marinas* **25**:445-467.

Vidal, V.M., F.V. Vidal, A.F. Hernández, E. Meza y J.M. Pérez Molero. 1994. Baroclinic flows, transports, and kinematic properties in a cyclonic-anticyclonic-cyclonic ring triad in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* **99**: 7571-7597.

Vukovich, F.M. 1988. Loop current boudary variations. *Journal of Geophysical Research* **93**:15585-15591.

Wilkinson, T., J. Bezaury-Creel, F. Gutiérrez, T. Hourigan, L. Janishevski, C. Madden, M. Padilla y E. Wiken (en prensa). *Marine spaces: North America's Marine Ecological Regions*, Commission for Environmental Cooperation, Montreal.

Wiseman, W.J., y W. Sturges. 1999. Physical oceanography of the Gulf of Mexico: Processes that regulate its biology, en H. Kumpf, K. Steidinger y K. Sherman (eds.), *The Gulf of Mexico large marine ecosystem*: *Assessment, sustainability, and management.* Blackwell Science, Malden, pp. 77-91.

Zamudio, L., H.E. Hurlburt, J.E. Metzger y C.E. Tilburg. 2007. Tropical wave-induced oceanic eddies at Cabo Corrientes and the María Islands, Mexico. *Journal of Geophysical Research* **112**, C05048, doi:10.1029/2006JC004018.

Zeitzchel, B. 1969. Primary productivity in the Gulf of California. *Marine Biology* **3**:201-207.



6 Diversidad de procesos funcionales en los ecosistemas

AUTORES RESPONSABLES: Elva Escobar • Manuel Maass
COAUTORES: Javier Alcocer Durand • Enrique Azpra Romero • Luisa I. Falcón Álvarez • Artemio Gallegos García • Francisco Javier García • Felipe García-Oliva • Víctor Jaramillo • Raymundo Lecuanda Camacho • Víctor Magaña • Angelina Martínez-Yrízar • Agustín Muhlia V. • Ranulfo Rodríguez Sobreyra • Jorge Zavala-Hidalgo
REVISORES: Helena Cotler • Omar Masera • Patricia Moreno-Casasola

Contenido

Escobar, E., M. Maass *et al.* 2008. Diversidad de procesos funcionales en los ecosistemas, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 161-189.

Resumen

Este capítulo hace referencia a la diversidad de procesos ecológicos que se dan en los distintos ecosistemas del país tomando en cuenta aquellos que controlan la dinámica funcional de los ecosistemas naturales. Se identificaron 25 procesos funcionales, los cuales constituyen importantes servicios ecosistémicos de soporte, de acuerdo con el marco conceptual del Millennium Ecosystem Assessment. El capítulo describe, con diferente grado de detalle, los procesos de los cuales se contó con información de todo el país (16). Dichos procesos se catalogaron en tres grandes tipos: los ligados a la dinámica hidrológica del ecosistema; los relacionados con la disponibilidad y el flujo de energía, y los de corte biogeoquímico involucrados en la dinámica de elementos minerales en el ecosistema.

No obstante que existen en México especialistas en muchos de los procesos ecológicos fundamentales, en su mayoría son investigadores aislados que trabajan en sitios muy localizados y le dan seguimiento a los procesos por solo algunos años. Más aún, los objetivos, métodos y escalas son tan disímiles entre los estudios, que resulta muy difícil hacer una integración a escala regional y nacional. Como los ecosistemas son sumamente dinámicos, su estudio requiere mediciones continuas y prolongadas, difíciles de obtener a partir de esfuerzos no sistemáticos, sobre todo en un entorno científico que promueve los estudios locales y de corto plazo. Es de suma importancia redoblar esfuerzos en todo el país para avanzar en el entendimiento del funcionamiento de nuestros ecosistemas, lo que supone además la búsqueda de fondos de financiamiento apropiados y el establecimiento de redes de grupos de investigación que, trabajando de manera coordinada, puedan generar la información a las escalas requeridas. El establecimiento de la Red Mexicana de Investigación Ecológica de Largo Plazo (Mex-LTER), así como el Programa Mexicano del Carbono son claras muestras del interés y disposición por parte de los científicos mexicanos para abordar coordinadamente estudios con el detalle y a las escalas espaciales y temporales que esa tarea requiere.

6.1 Introducción

La enorme diversidad biológica de nuestro país no solo se refleja en el gran número de especies descritas que se mencionan en el capítulo 11, sino además en la enorme diversidad de ecosistemas, así como de procesos ecológicos que son producto de la relación de los organismos entre sí y con su ambiente. Componentes bióticos y abióticos conforman ensamblajes integrados mediante procesos funcionales de corte físico, químico y biológico, en los que el agua, la energía y los materiales fluyen y se transforman. En este capítulo hacemos referencia a la diversidad de procesos ecológicos que se dan en los distintos ecosistemas del país en condiciones naturales. En particular, tomamos en cuenta aquellos que controlan la dinámica funcional de los ecosistemas naturales. El impacto de las actividades humanas en estos se analiza en el presente volumen.

Al igual que en varios de los capítulos, el análisis se hace utilizando el marco conceptual del Millennium Ecosystem Assessment, que reconoce cuatro grandes tipos de servicios ambientales que ofrecen los ecosistemas: de provisión, de regulación, culturales y de soporte (véase el capítulo 4 del volumen II). Los servicios de provisión son aquellos bienes tangibles, recursos finitos aunque renovables, de apropiación directa que se pueden medir, cuantificar e incluso valorar económicamente (*e.g.*, agua, madera, frutos, etc.). Además de estos servicios de provisión directa, los ecosistemas naturales proporcionan mecanismos de regulación de la naturaleza, gracias a los cuales la población humana obtiene diversos beneficios. Estos servicios de regulación resultan de la existencia de propiedades emergentes de los ecosistemas, que son aquellas que se expresan en el ecosistema completo pero no en sus partes por separado (*e.g.*, el control de inundaciones, la resistencia a los incendios, el mantenimiento de la fertilidad edáfica). Otro grupo de servicios se refieren a los de tipo cultural, cuya importancia surge de la percepción individual o colectiva de su existencia. Estos dependen en gran medida del contexto cultural y son fuentes de inspiración para el espíritu humano (*e.g.*, la belleza escénica de un cuerpo de agua, el aire fresco y limpio, la sombra de un ahuehuete milenario, etc.). Por último, hay una larga lista de servicios ambientales poco conocidos y menos entendidos, pero muy importantes pues dan soporte a los anteriores. Estos, conocidos como "servicios ecosistémicos de soporte", son precisamente los procesos ecológicos básicos que mantienen el ecosistema. Se trata de los procesos funcionales relacionados con la entrada, salida, almacenamiento y flujos internos de agua, energía

y elementos minerales en el ecosistema. Aunque no necesariamente suponen un beneficio directo para la sociedad, los servicios de soporte hacen posible los otros tres tipos de servicios ambientales. Los procesos aquí analizados son el insumo esencial para entender, evaluar y manejar los servicios ecológicos que ofrecen los ecosistemas al hombre y de ahí la importancia de su conocimiento en el ámbito nacional.

Se identificaron 25 procesos ecológicos que, dada su importancia en el control de la dinámica funcional de los ecosistemas, deben ser identificados, evaluados y descritos (cuadro 6.1). Estos fueron catalogados en tres grandes tipos: *1*] aquellos ligados con la dinámica hidrológica del ecosistema; *2*] los relacionados con la disponibilidad y el flujo de energía, y *3*] los de corte biogeoquímico involucrados en la dinámica de elementos minerales en el ecosistema. La mayoría de estos procesos ocurren en todos los ambientes; sin embargo, algunos solo ocurren en ambientes acuáticos y otros son más bien terrestres.

Dada su complejidad, el estudio integral de los procesos funcionales en los ecosistemas es escaso y relativamente reciente en todo el mundo. Programas como el International Geosphere and Biosphere Program (IGBP) han estimulado este tipo de investigación, pero en México poco se ha avanzado al respecto. Con excepción de algunos estudios de largo plazo en ecosistemas particulares (véase por ejemplo Maass *et al.* 2002a, para el caso de los bosques tropicales secos), la investigación de procesos ecosistémicos en México ha ocurrido de manera muy limitada y fraccionada, con objetivos, métodos y escalas heterogéneas, por lo que resulta difícil hacer un recuento ordenado y sistemático de nuestro conocimiento al respecto.

A continuación se presenta una sinopsis de aquellos procesos funcionales del ecosistema para los que se tiene información en nuestro país. Se puso particular atención en identificar el grado de entendimiento a nivel nacional, así como en la disponibilidad de los datos y su calidad.

6.2 Dinámica hidrológica

La lluvia es la principal vía de ingreso de agua en los ecosistemas terrestres, mientras que el agua de escorrentía y los flujos subterráneos son vías más importantes en humedales y ecosistemas epicontinentales. La fuerza con la que la lluvia impacta al suelo en ecosistemas terrestres determina el grado de erosión. Esto es, lluvias muy intensas rompen el balance de material en la superficie, deteriorando con ello las tasas de infiltración, aumentando las tasas de escorrentía superficial y con ello el arrastre de suelo. A su vez, la dinámica del agua en el suelo está controlada por la gravedad, la capacidad de retención de humedad en el suelo y su potencial hídrico. En ecosistemas acuáticos y marinos, en cambio, la conectividad de las corrientes y masas de agua son las que controlan su dinámica funcional. Una vía importante de salida de agua tanto en ecosistemas terrestres como acuáticos es la evaporación, que además consume una buena parte de la energía disponible. Por ello en los ecosistemas, tanto terrestres

Cuadro 6.1 Diversidad de procesos funcionales en los ecosistemas

Dinámica hidrológica	Dinámica energética	Dinámica biogeoquímica
1 (*) *Ingreso de agua en forma de lluvia*	11 (*) *Ingreso de energía por radiación solar*	16 (*) Entrada de materiales por lluvia y viento
2 (T) Infiltración y percolación	12 (*) Albedo	17 (*) Emisiones de gases N_2O, CH_4, CO_2
3 (T) Escorrentía superficial	13 (*) *Almacenes de biomasa*	18 (*) *Descomposición de materia orgánica*
4 (T) Escorrentía basal	14 (*) *Productividad primaria*	19 (*) *Almacenes de carbono y nutrientes*
5 (T) Evapotranspiración	15 (A) *Quimioautotrofía*	20 (*) *Fijación de nitrógeno*
6 (T) *Dinámica del agua en el suelo*		21 (*) *Flujos de materia orgánica y minerales*
7 (T) Almacenamiento de agua en el suelo		22 (T) Reciclaje de nutrientes
8 (A) Evaporación		23 (T) Arrastre de materiales por erosión
9 (A) *Conectividad por corrientes y masas de agua*		24 (T) Lixiviación de materiales
10 (A) *Balance de energía en ecosistemas acuáticos*		25 (A) Surgencias marinas

Abreviaturas: T = ambientes terrestres, A = ambientes marinos, * = ambos ambientes (en itálicas aquellos procesos descritos en el presente documento).

como acuáticos, el análisis de los balances de energía permite entender su dinámica hidrológica (Fig. 6.1).

6.2.1 Ingreso de agua en forma de lluvia

Como hemos dicho, la principal fuente de ingreso de agua en ecosistemas terrestres es la precipitación atmosférica, fundamentalmente en forma de lluvia; el granizo ocurre de manera esporádica en zonas más templadas del país y la nieve solo se presenta en las cumbres de algunas montañas y sierras muy elevadas. La lluvia, en su proceso de caída desde las nubes, incorpora materiales que atrapa de la atmósfera (polvos, nutrientes, contaminantes, etc.) y se enriquece aún más al cruzar la cobertura de la vegetación. Todo ello cambia su composición química, su volumen y la energía cinética de las gotas. Asimismo, tiene un efecto importante en la dinámica de nutrientes del ecosistema. Sin embargo, son contados los estudios que analizan con detalle dicha dinámica funcional de la precipitación atmosférica.

En México, la mayor parte de los estudios sobre las lluvias se ha concentrado en documentar sus características espacio-temporales en relación con el ciclo anual, las formas de su variabilidad anual (*e.g.*, ENSO) y estacional (*e.g.*, canícula), los eventos extremos (*e.g.*, huracanes) o las tendencias (*e.g.*, cambio climático). Son relativamente pocos los estudios sobre procesos que permitan explicar tales variaciones, tanto en sus tamaños como en su duración.

La precipitación es sin duda una de las variables que se monitorea, estudia y pronostica con mayor interés, pues es el elemento que determina nuestra disponibilidad de agua. En nuestro país, la mayor parte de las estaciones meteorológicas miden precipitación; entre 1940 y 1960 su número pasó de cientos a más de 3 000. Sin embargo, después de los años setenta la red meteorológica se ha visto significativamente disminuida, aunque ahora se cuenta con estaciones automatizadas, conectadas vía satélite y que proporcionan información en tiempo real. Menos de 50 cuentan con información de alrededor de 100 años, que es de gran utilidad para diagnósticos de tendencia del clima. La información de estas estaciones ha servido para construir bases de datos de precipitación diaria, mensual y anual, siguiendo diversos métodos de asimilación de datos. Hoy día se dispone de al menos cinco bases que permiten acceder a datos de precipitación con resolución espacial de entre 50 y 100 km (IRI/LDEO).

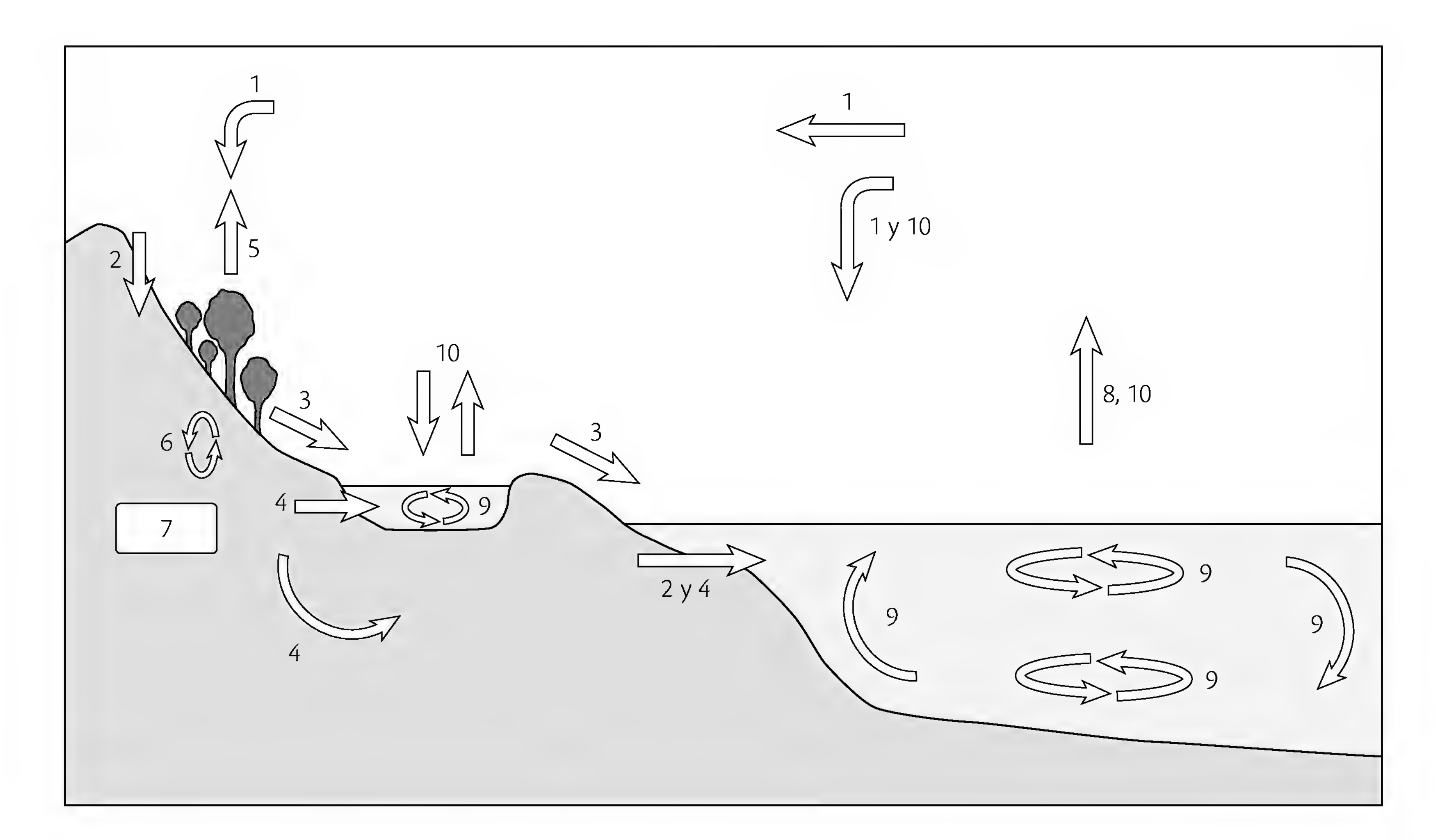


Figura 6.1 Procesos hidrológicos del ecosistema. La numeración corresponde a la lista de procesos del cuadro 6.1. Las flechas representan flujos y las cajas representan almacenes.

6.2.2 Erosividad de la lluvia

La erosividad de la lluvia es un índice que estima la fuerza con que la lluvia impacta el suelo, la cual representa la energía potencial disponible para que ocurra la erosión hídrica. Este índice tiene una relación directa con la intensidad de la lluvia (cantidad de lluvia entre tiempo) y generalmente las lluvias más intensas son las más erosivas. Sin embargo, no es posible estimar la erosividad de la lluvia solo con la intensidad promedio, debido a que no es constante durante un mismo evento. Lo anterior se debe a que la intensidad de la lluvia depende de su origen. Por ejemplo, la intensidad de las lluvias asociadas a ciclones tropicales depende de la cantidad de lluvia (García-Oliva *et al.* 1995), mientras que la intensidad de las lluvias de origen convectivo está más relacionada con su duración (Button y Ben-Asher 1983). Por lo anterior, se han establecido distintos índices para estimar la erosividad. Los dos principales índices utilizados son el EI_{30} (Wischmeier y Smith 1958) y el KE_{25} (Morgan 1979). Sin embargo, el cálculo de estos índices requiere datos de cantidad de lluvia por lo menos cada 10 minutos recogidos por medio de pluviógrafos.

Recientemente se ha implementado en México una red de pluviógrafos que permitirían calcular la intensidad de la lluvia y los índices de erosividad. Sin embargo la red es muy reciente y no se han hecho los análisis para todo el país. Una aproximación ha sido la utilización del método propuesto por la FAO (1979), que utiliza la precipitación mensual y anual para estimar un índice de erosividad de la lluvia. Este método ha sido aplicado por varios autores en México; por ejemplo, Estrada-Berg y Ortiz-Solorio (1982), a partir de los datos de 760 estaciones meteorológicas distribuidas en el país, estimaron el índice de erosividad para distintas regiones. Ellos concluyen que 60% del territorio nacional tiene lluvias con una fuerza erosiva moderada y que los estados con valores más altos fueron Guerrero, Chiapas y Oaxaca.

Los métodos que utilizan las precipitaciones mensuales subestiman la intensidad y la erosividad de la lluvia, principalmente en zonas con poca precipitación mensual y zonas con una influencia importante de ciclones, las cuales son comunes en México. Por ejemplo en la costa de Jalisco, que tiene una fuerte influencia de los ciclones del Pacífico y una lluvia anual promedio de alrededor de 750 mm, se ha estimado un valor promedio de erosividad de 6 525 MJ mm ha^{-1} h^{-1}, que es parecido al reportado en sitios tropicales que reciben más de 1 500 mm anuales (García-Oliva *et al.* 1995). Por lo anterior, es necesario promover la utilización de la red nacional de pluviógrafos que permita tener mejores mediciones de intensidad y erosividad de las lluvias en el país.

6.2.3 Dinámica del agua en el suelo

El estudio de los patrones espaciales y temporales de la humedad del suelo son importantes ya que permiten, por un lado, conocer la dinámica de la disponibilidad del agua para las plantas y, por otro, entender los procesos involucrados en los balances hídricos. Los procesos que afectan a estos patrones son muy complejos, ya que no solo dependen de relaciones directas entre factores, sino de sus interrelaciones. Por ejemplo, la humedad del suelo depende de la precipitación, de las características del suelo (que definen la tasa de infiltración del agua y de su capacidad de retención), del relieve, de la demanda evaporativa, de la cobertura vegetal, etc. Por lo anterior, hay una notable variación temporal y espacial de la humedad del suelo; sin embargo, hay pocos aparatos instalados para su medición.

Un componente clave en los modelos hidrológicos utilizados para evaluar o predecir la dinámica del agua en los ecosistemas es la capacidad de retención de humedad en el suelo. En México aún no se han producido este tipo de mapas; sin embargo, ha existido un gran interés por clasificar los suelos a escala nacional, lo cual es un insumo indispensable para construir mapas de retención de humedad. El Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI) empezó a realizar el mapeo de suelos en 1971. El propio INEGI (2004) realizó una actualización del mapa de suelos del país a escala 1:250 000 utilizando 30 000 perfiles obtenidos desde 1981.

6.2.4 Conectividad por corrientes y masas de agua

El viento es una de las fuentes de energía que generan el movimiento de las masas de agua marina, movimiento que en sus diferentes escalas es relevante para la dispersión de la vida marina y las interacciones biológicas. Tanto partículas como contaminantes y larvas de organismos de importancia comercial se trasladan por corrientes (Harlan *et al.* 2002), que a la vez tienen un impacto significante en el clima regional, al que contribuyen con calor y humedad e influyen sobre el clima local y la lluvia en el país. La conectividad es responsable del transporte de florecimientos de algas tóxicas.

La conectividad de las poblaciones de especies mari-

nas permite el intercambio geográfico de organismos en subpoblaciones separadas y es un proceso clave para mantener la diversidad genética de la población, pero también contribuye a la dispersión de especies invasoras. El grado de conectividad se mide por el número de organismos en una localidad después del asentamiento de las larvas al ingresar a la población de juveniles. Las escalas en las cuales se lleva a cabo la conectividad poblacional en el mar varían de segundos a meses debido a que las larvas quedan atrapadas en la costa en ondas internas (Pineda y López 2002). La escala de retención de las larvas en una región del océano puede ser mayor cuando estructuras oceánicas y procesos se relacionan; por ejemplo, la estratificación térmica estacional, los giros ciclónicos y anticiclónicos, la presencia del fenómeno de El Niño, que además de distribuir y transportar las larvas influyen en la disponibilidad de alimento (Pineda y López 2002). Como ejemplo, el tiempo requerido para el reclutamiento de larvas en la zona costera es en promedio 1 o 2 semanas por cada 0.5 km^2 (Jones *et al.* 2005). La conectividad combina en el marco físico ondas superficiales gravitacionales, forzamiento por viento, mareas internas, ondas internas de amplitud grande y efectos de frontera (Tapia *et al.* 2004). La surgencia de aguas frías del fondo, ricas en nutrimentos, es una conectividad entre las masas de agua del fondo y las superficiales e influye asimismo en los patrones de distribución de las larvas (Pineda y López 2002) y la variabilidad espacial de la producción primaria.

En el marco biológico muchas especies marinas presentan estadios larvarios pelágicos de talla pequeña cuyas poblaciones se encuentran conectadas por la dispersión de huevecillos y larvas mediante las corrientes. La conectividad es un mecanismo en la dinámica de poblaciones marinas de importancia económica en especies que presentan estadios larvarios. En México los estudios realizados en aspectos de conectividad han documentado especies de invertebrados y peces bénticos costeros en Baja California con balanos (*Semibalanus balanoides*) (Pineda 1994, 1999, 2000; Pineda *et al.* 2006). Los resultados de estos estudios han reconocido que las escalas espaciales son pequeñas (Tapia y Pineda 2007) y complejas (Pineda 1999).

Estos trabajos de conectividad poblacional han permitido reconocer los patrones de distribución de las especies marinas en los que las larvas son dispersadas mar afuera y logran superar el problema de regresar a reproducirse a la costa (Pineda 2000; Tapia y Pineda 2007). La relevancia de estos estudios radica en apoyar la toma de decisiones para la protección de especies en riesgo y los planes de manejo en escalas espaciales mayores a unas cuantas hectáreas, como las requeridas para áreas marinas protegidas. Estos son complementados por estudios de oceanografía física alimentados por modelos biológicos para inferir posibles rutas de transporte larvario o de retención en los grandes giros anticiclónicos (diámetro de más de 100 km) como los que se observan en el Mar Caribe y el Golfo de México (Zavala-Hidalgo *et al.* 2003), donde las corrientes superficiales alcanzan velocidades de más de 100 cm s^{-1}. A la fecha se requiere conocer más sobre el transporte de larvas que se lleva a cabo en eventos episódicos y reconocer las diferencias del transporte y agregación que ocurre en condiciones promedio.

6.2.5 Balance de energía en ecosistemas marinos

La temperatura de la superficie del mar (TSM) es una de las principales variables físicas del océano asociadas a los procesos dinámicos y termodinámicos del sistema climático global (SCG) que suceden en la zona de transición océano-atmósfera. En esta interfase, la TSM es la huella térmica que imprimen los flujos de masa y energía relacionados con la evaporación y la lluvia, el flujo de momento por viento, y los flujos de radiación solar y radiación terrestre. Tales procesos termodinámicos determinan en gran parte las características físicas y las condiciones ambientales del clima sobre la superficie del océano, tanto en tiempo como en espacio.

Conciencia y entendimiento de la importancia del estudio de la temperatura de la superficie del mar

Estudios meteorológicos recientes sugieren que los patrones de precipitación pluvial en la región tropical del continente americano dependen sustancialmente de la distribución geográfica, intensidad y variabilidad estacional de las fluctuaciones de la TSM del Océano Pacífico tropical oriental, del Mar Caribe y del Golfo de México (Magaña *et al.* 1999), e incluso del Atlántico tropical. Por ello se asevera que las mediciones sistemáticas que se tengan de la distribución y evolución de la TSM son de la mayor importancia para estudiar y entender no solo la expresión contemporánea del clima en nuestro país, sino también la de su evolución y su variabilidad.

Información disponible de la TSM

Gracias al desarrollo tecnológico contemporáneo hoy es posible tener mediciones de la TSM, cuyo análisis contri-

buye a desarrollar modelos del sistema climático global que coadyuvan a hacer pronósticos de la evolución del clima con un creciente nivel de detalle y certidumbre. Los satélites artificiales debidamente instrumentados para registrar y medir la TSM han contribuido de manera significativa en los avances del conocimiento de clima terrestre: su pasado reciente, su estado actual y para plantear escenarios de clima futuros. Existen múltiples bancos de información de la TSM distribuidos en muchos países, incluido México. Todos son accesibles vía internet (*e.g.* CONABIO, IMaRS, NOAA, APL Ocean Remote Sensing).

Calidad de la información de la TSM

La información de la TSM disponible en internet es razonablemente confiable y propia para hacer análisis climatológicos de cualquier región templada o tropical de la Tierra.

Comportamiento espacio-temporal de la TSM

Se han realizado y publicado estudios diversos sobre la temperatura de la superficie de los mares de México (*e.g.* Soto-Mardones *et al.* 1999; Müller-Karger *et al.* 1999; Lluch-Cota 2001). La mayoría son trabajos cartográficos que presentan la estadística básica indicando valores promedio, mensuales o anuales y valores extremos. Recientemente se han iniciado esfuerzos por construir animaciones de la TSM en mallas, construidas a partir de promedios de la TSM uniformemente espaciados en el tiempo. Las animaciones, todavía incipientes, tienen la ventaja de mostrar una evolución detallada de los cambios espaciotemporales de la TSM que llevan a sugerir qué procesos termodinámicos pudieran ser determinantes para los ecosistemas o el clima, región por región.

Acciones para mejorar el conocimiento de la TSM

Muchos países han decidido apoyar la creación y el desarrollo de grupos de investigación dedicados al estudio del impacto regional del cambio climático mediante el fortalecimiento de la infraestructura y la capacidad de adquisición, organización y procesamiento de datos ambientales, en particular los generados por la oceanografía satelital operacional, y simultáneamente estimular la participación de académicos en el análisis amplio de la información generada (Fig. 6.2).

La información se ha aplicado para entender mejor la evolución de los ciclones y huracanes, de gran importancia para la planeación de la evacuación de áreas costeras densamente pobladas y para el análisis del impacto potencial de estos eventos extremos. A pesar de que la predicción de las rutas de los huracanes en los mares intraamericanos ha mejorado considerablemente, aún persisten errores en la predicción de los cambios en la intensidad. Estos errores incluyen la intensificación de los ciclones por condiciones atmosféricas y oceánicas favorables (Leipper y Volgenau 1972).

6.3 DINÁMICA ENERGÉTICA

La radiación solar es la principal fuente de energía para los ecosistemas acuáticos y terrestres. Del total de la energía que llega y se queda en el ecosistema (radiación neta), una fracción muy pequeña es fijada mediante la fotosíntesis. Este proceso, que no utiliza más allá de 2% de la radiación neta, representa la fuente más importante de alimentos para la red trófica. El resto de la energía interviene en los procesos de evaporación de agua y calentamiento del aire, el suelo y los cuerpos de agua. Dada la importancia de la energía fijada por la fotosíntesis se han desarrollado estrategias metodológicas para estimar el proceso a escala regional que incluyen el análisis del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI). El NDVI es un índice espectral que se obtiene por medio de sensores remotos desde distintas plataformas satelitales y que se ha utilizado como estimador de la fotosíntesis del ecosistema. La biomasa representa recursos (materia orgánica, nutrientes, energía) almacenados en un ecosistema, por lo que su variación brinda información sobre la dinámica del "capital" de recursos del ecosistema (Fig. 6.3).

6.3.1 Ingreso de energía por radiación solar

La radiación solar (energía de radiación que se propaga en forma de ondas electromagnéticas de longitudes de onda que abarcan el intervalo que va de 280 a 4 000 nm) es expresada en términos de su irradiancia (W/m^2) o en su caso en términos de su irradiación entendiéndola como la integral de la irradiancia respecto del tiempo (MJ/m^2). La radiación solar es la energía de radiación de la que se tiene más información a partir de mediciones que desde 1999 ha venido realizando el Servicio Meteorológico Nacional en su red solarimétrica, integrada por 94 puntos distribuidos en el territorio nacional en donde se instalaron piranómetros que miden la radiación solar global

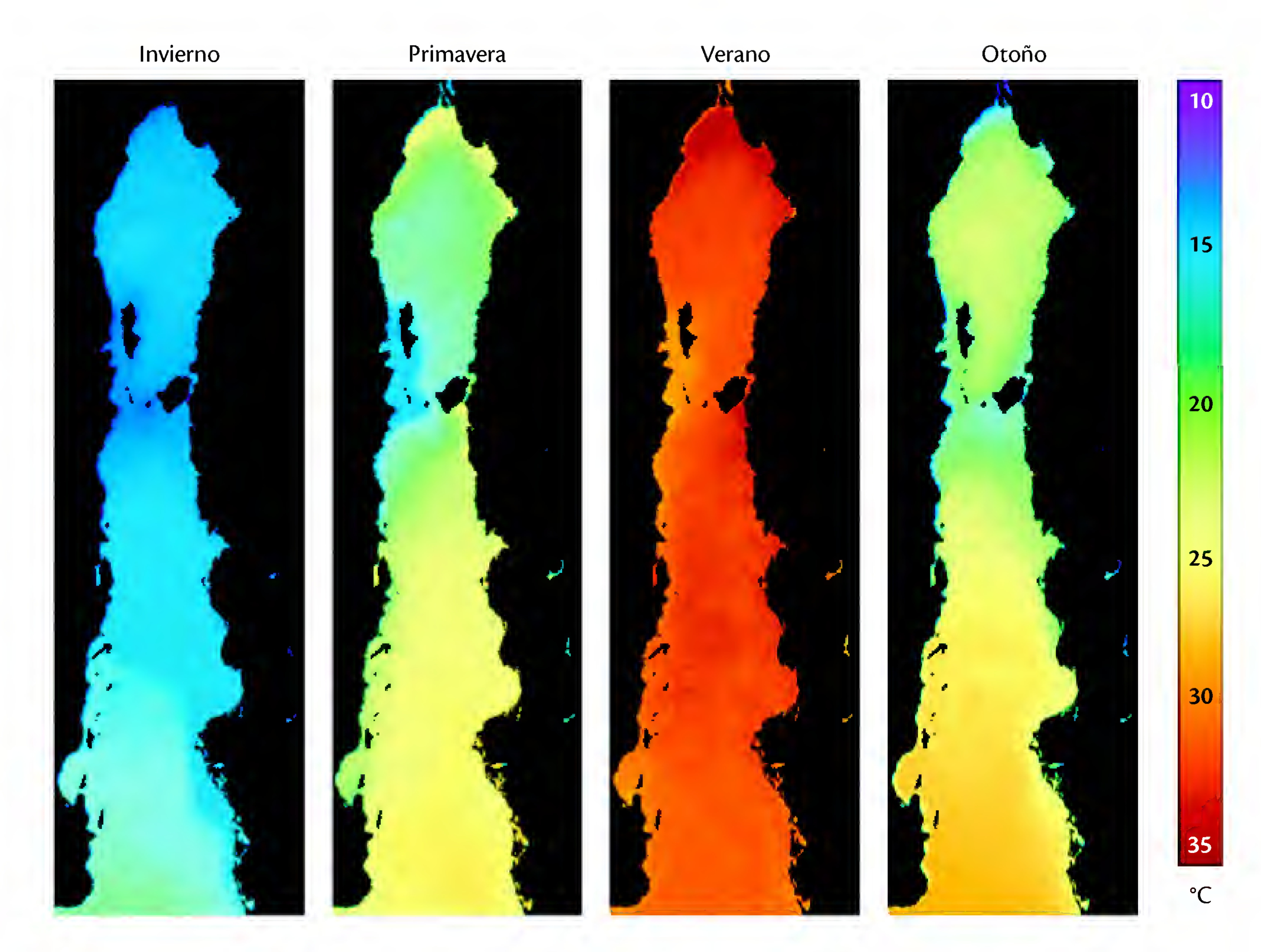


Figura 6.2 Estructura espacial de la TSM del Golfo de California para las cuatro estaciones del año, durante el periodo 1996-2001. Tomado de Márquez García (2003).

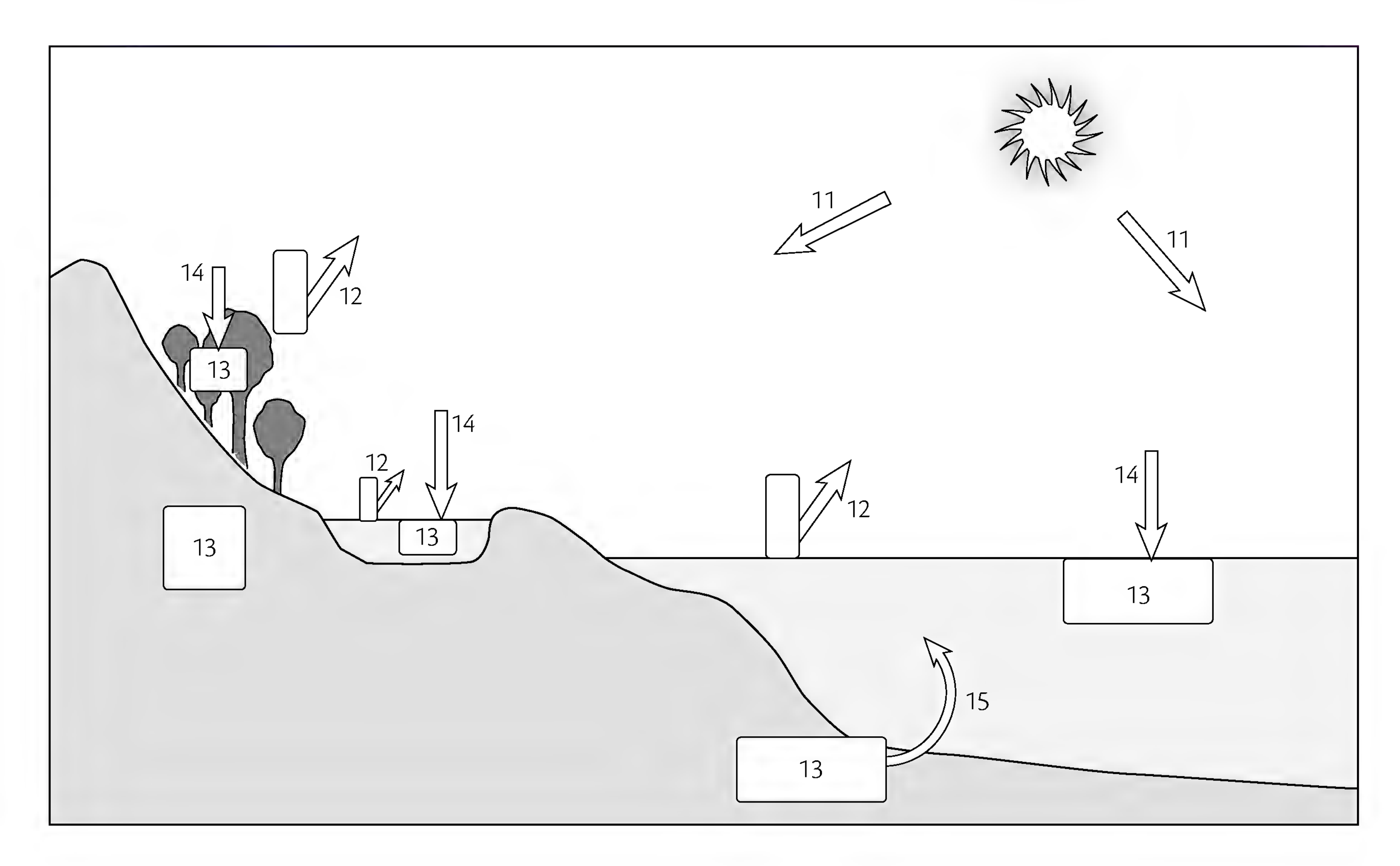


Figura 6.3 Procesos energéticos del ecosistema. La numeración corresponde a la lista de procesos del cuadro 6.1. Las flechas representan flujos y las cajas representan almacenes.

(radiación directa + difusa) en términos de su irradiancia promediada cada 10 minutos.

Independientemente de esta red, en la UNAM se cuenta con registros de radiación solar global medidos en la estación solarimétrica de Ciudad Universitaria de 1967 a la fecha; además se cuenta con los datos que se registran desde 1968 en una estación solarimétrica, también de la UNAM, ubicada en el poblado de Orizabita, Hgo. La red de 94 estaciones automáticas del Servicio Meteorológico Nacional (SMN) miden la irradiancia solar global con piranómetros estándar de segunda clase. Aunque estos piranómetros fueron referenciados de fábrica, tienen ya una antigüedad de entre 1 y 5 años, dependiendo del sitio en donde se instalaron, periodo en el cual no se ha seguido un programa de recalibración.

La red de estaciones tiene una cobertura bastante amplia del territorio nacional; sin embargo, fue diseñada tomando en cuenta solo criterios hidrológicos, dejando de lado otros como los que tienen que ver con la regionalización territorial, siguiendo criterios que se refieren a los usos del suelo, la orografía y los diferentes factores climáticos que existen en el territorio nacional. La Comisión Federal de Electricidad cuenta con una red de alrededor de 20 piranógrafos sin recalibración y 6 piranómetros también sin recalibración. La Secretaría de Marina coordina una red de alrededor de 10 piranógrafos sin recalibrar y 10 heliógrafos (miden las horas de sol brillante). En fechas recientes la Semar ha instalado 22 estaciones meteorológicas automáticas con piranómetro, de las cuales no se tiene información de sus programas de mantenimiento y recalibración.

Unas cuantas universidades del país han hecho pública en internet información de radiación solar: desde luego el Observatorio de Radiación Solar del Instituto de Geofísica de la UNAM (IGF-UNAM), ya mencionado, con sus datos para Ciudad Universitaria, en el Distrito Federal, y Orizabita, Hgo. <*http://www.geofisica.unam.mx/ors/ors-red.html*>, el Grupo de Energía de la Universidad de Sonora, y de manera más reciente el Centro de Investigación en Energía de la UNAM <*http://xml.cie.unam.mx/xml/se/cs/meteo.xml*>.

Recientemente, el IGF-UNAM ha propuesto la creación de una base de datos nacionales, con un servidor de internet, para hacer de manera amplia disponible la información de radiación solar. Se busca conjuntar en esta base de datos la información que ha sido medida por diferentes instituciones en el país, como universidades, centros de investigación, el servicio Meteorológico Nacional, la Comisión Federal de Electricidad, la Comisión Nacional del Agua, la Armada de México, etc. Para asegurar una alta calidad en la información solarimétrica es necesario que los piranómetros que se usen estén sujetos a un sistemático y permanente programa de mantenimiento preventivo y referenciación (recalibración) contra los estándares que mantiene la escala de Referencia Radiométrica Mundial (World Radiometric Reference, WRR; <*http://www.pmodwrc.ch/pmod.php?topic=wrc*>.

Es claro que a pesar del valor que han tenido en el pasado los mapas existentes como única fuente disponible de información de radiación solar para el país es indispensable contar con información actualizada. En ese sentido, el Observatorio de Radiación Solar del IGF-UNAM trabaja actualmente en la elaboración de nuevos mapas de radiación solar para México, basados en la información solarimétrica facilitada por el SMN una vez validada actualizando los programas de recalibración de los piranómetros de las 94 estaciones que maneja. Este será un desarrollo muy importante, ya que por primera ocasión se podrá contar con mapas basados en datos medidos en un número significativo de estaciones (Muhlia y García 2007).

Para asegurar la calidad de los datos es necesario que las diversas instituciones establezcan programas para la calibración, al menos bianual, de sus sensores de radiación solar. México cuenta con una institución reconocida por la OMM para llevar a cabo la calibración de equipos: el Observatorio de Radiación Solar del IGF-UNAM. Este observatorio es uno de los centros radiométricos regionales de la AR-IV, que tienen como una de sus funciones principales la de coadyuvar con dicha organización en la diseminación de la Referencia Radiométrica Mundial, haciendo la comparación anual de los equipos en el país, y cada cinco años una intercomparación regional (la AR-IV comprende los países de América del Norte, del Centro y del Caribe), además de participar quinquenalmente en las calibraciones internacionales, con sus equipos de referencia, que se llevan a cabo en el Centro Radiométrico Mundial, en Davos, Suiza. Por lo tanto, la calibración de la red nacional puede llevarse fácilmente a cabo, si existe el interés de las instituciones involucradas.

6.3.2 Productividad primaria

La productividad primaria es el resultado del proceso de fijación de CO_2 atmosférico por fotosíntesis. La cantidad total de carbono fijado por unidad de área y tiempo es la productividad primaria bruta (PPB), mientras que la productividad primaria neta (PPN) es la diferencia entre el carbono que entra al ecosistema por la PPB y el que se

pierde por la respiración de los autótrofos (*e.g.*, plantas, algas, etc.). En los ecosistemas terrestres en equilibrio dinámico, la mayor parte de la PPN se transfiere al suelo vía caída de hojarasca, exudados y mortalidad de raíces y otras partes de las plantas. Otra fracción, que es generalmente pequeña, se pierde por herbivoría, y es la energía que se transfiere a los consumidores primarios (herbívoros).

El entendimiento de los patrones espaciales y temporales de la PPN es central para el estudio de los ecosistemas ya que esta: *1*] es un indicador de la cantidad de carbono y energía que ingresa al ecosistema; *2*] proporciona la energía que sustenta todos los procesos biológicos, incluyendo la dinámica trófica y la descomposición de la materia orgánica; *3*] es la variable que mejor integra innumerables interacciones de elementos (nutrientes minerales), organismos y el ambiente físico; *4*] por ser un proceso integrativo, es un componente crítico para entender las respuestas a las transformaciones de los ecosistemas y del paisaje por actividad antrópica y al cambio global, y *5*] es un indicador del potencial de carbono que puede ser almacenado en el ecosistema.

Por su significado ecológico existen numerosas estimaciones de la PPN en diferentes ecosistemas terrestres del mundo, pero debido principalmente a limitaciones metodológicas, la mayoría de las estimaciones no incluyen todos los componentes de la PPN. En su lugar, se utilizan indicadores de PPN, como la producción de hojarasca. En los ecosistemas terrestres el cociente PPN total/producción foliar varía entre 1.5 y 5.0 dependiendo de la zona de vida. La PPN también se ha estimado por la reflectancia de la vegetación usando sensoría remota que se vincula con datos de estructura y química del dosel (*e.g.*, cantidad de clorofila, nitrógeno, lignina y celulosa) y con variables del ambiente físico.

México posee una amplia variedad de ecosistemas terrestres. Sin embargo, los estudios de productividad primaria son muy contados y la mayor parte aborda procesos relacionados con la PPN (*e.g.*, crecimiento diametral de troncos, tasas de almacenamiento de carbono en la vegetación, producción de hojarasca y de raíces, etc.). Una revisión bibliográfica para el periodo 1990-2006 en revistas indexadas que tratan estos temas, muestra que, con muy distintos objetivos y enfoques de estudio, se han publicado alrededor de 40 trabajos en ecosistemas terrestres, la mayoría en los años más recientes de ese periodo, y sin estar representados todos los ecosistemas del país (cuadro 6.2). Existe un mayor número de estudios con un enfoque agronómico o que analizan los bosques secundarios y el efecto del cambio de uso de suelo, o bien que son de carácter paleoecológico (Sluyter 1997; Lawrence y Foster 2002; Campo y Vázquez-Yanes 2004).

Entre los estudios en ecosistemas nativos de México, uno que usa sensoría remota analiza indicadores de productividad de la vegetación y su relación con variables del balance de agua (Mora e Iverson 1998), mientras que Therrell *et al.* (2002) relacionan la cronología del crecimiento de árboles y su relación con la precipitación a largo plazo. A escala regional, Franklin *et al.* (2006), usando también sensoría remota, estiman la PPN de la vegetación nativa en las planicies de Sonora, y Lawrence (2005) compara el bosque tropical seco en un gradiente de lluvia en el sur de Yucatán.

A escala local existe un número mayor de trabajos, de los cuales la mayoría se han realizado en las zonas áridas y semiáridas. Uno de estos trabajos, con diferentes técnicas y modelación, compara y valida las estimaciones de PPB para un sitio en la cuenca del Río Sonora (Gebremichael y Barros 2006). Otro estudio en Baja California estima el intercambio neto de CO_2 del ecosistema y su variación con factores ambientales (Hastings *et al.* 2005). Otros analizan la producción de hojarasca (cuadro 6.3), en distintos sitios del Desierto Sonorense (Maya y Arriaga 1996; Búrquez *et al.* 1999; Martínez-Yrízar *et al.* 1999) y en el Desierto de Tehuacán (Pavón *et al.* 2005).

Un grupo significativo de trabajos se han realizado en el bosque tropical seco, principalmente en la región de Chamela, Jalisco. Martínez-Yrízar *et al.* (1996) estimaron la PPN del bosque, Maass *et al.* (1995) la estacionalidad del índice de área foliar y Bullock (1997) el del crecimiento radial de árboles. Martínez-Yrízar y Sarukhán (1990) analizaron los patrones espacio-temporales de producción de hojarasca (cuadro 6.3), y Maass *et al.* (2002b) la caída de la fracción leñosa gruesa. En cuanto a la productividad y el recambio de raíces finas está el trabajo de Kummerow *et al.* (1990), mientras que Castellanos *et al.* (2001) analizaron el efecto de la roza, tumba y quema en estas variables en comparación con el bosque preservado. En Yucatán, Campo y Vázquez-Yanes (2004) estudiaron los bosques secos de la porción noroeste del estado, mientras que Whigham *et al.* (1990) y Lawrence y Foster (2002) han trabajado en los bosques tropicales subperennifolios de la región este y sureste de la Península de Yucatán.

Para el bosque tropical perennifolio están los trabajos realizados principalmente en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, por Álvarez-Sánchez y Guevara (1993, 1999), Sánchez y Álvarez-Sánchez (1995) y Martínez-Sánchez (2001) sobre la producción de hojarasca (cuadro 6.3), y

Cuadro 6.2 Localidades donde se han realizado estudios de productividad primaria de ecosistemas terrestres en México en el periodo 1990-2006

Estado(s)	Localidad	Estudio
Sonora	Desierto Sonorense, Hermosillo	Producción de hojarasca
		Descomposición
		Potencial microbiano
	Manglar en Las Guásimas	Producción de hojarasca
Baja California Sur	Desierto Sonorense, La Paz	Producción de hojarasca
		Flujo neto de carbono
		Descomposición
	Manglar en El Conchalito	Producción de hojarasca
Tamaulipas, Nuevo León y Coahuila	Desierto Tamaulipeco	Biomasa aérea y subterránea
Puebla	Zapotitlán de las Salinas	Producción de hojarasca
Nayarit	Manglar en Teacapán-Agua Brava	Producción de hojarasca
Jalisco	Bosque tropical seco, Chamela	Productividad primaria neta
		Producción de hojarasca
		Crecimiento diametral de troncos
		Descomposición
		Potencial microbiano
		Almacenes de carbono en suelo y vegetación
		Biomasa aérea y subterránea
Guerrero	Manglar en Barra de Tecoanapa	Producción de hojarasca
Oaxaca	Región de los Chimalapas	Biomasa aérea y raíces finas
Chiapas	Altos de Chiapas	Almacenes de carbono en suelo y vegetación
	Selva Lacandona	Almacenes de carbono
Veracruz	Bosque tropical perennifolio, Los Tuxtlas	Productividad primaria neta
		Producción de hojarasca
		Descomposición
		Crecimiento diametral
		Biomasa aérea y subterránea
	Volcán de Acatlán	Producción de hojarasca
	Manglar en Sontecomapan y La Mancha	Producción de hojarasca
		Descomposición
Yucatán	Parque Nacional Dzibilchaltún	Producción de hojarasca
Campeche	El Refugio (*ca.* NE límite Reserva de la Biosfera Calakmul)	Producción de hojarasca
		Descomposición
	Manglar en Laguna de Términos	Producción de hojarasca
		Crecimiento diametral de troncos
Quintana Roo	Bosque tropical subperennifolio Nicolás Bravo (60 km al SE de Calakmul)	Producción de hojarasca
	Arroyo Negro (120 km al sur de Calakmul)	Producción de hojarasca
	Región noreste	Descomposición y producción de leño muerto
	La Pantera	Biomasa aérea

Cuadro 6.3 Producción de hojarasca en distintos ecosistemas terrestres de México

Ecosistema		Estado(s)	Producción de hojarasca ($g\ m^{-2}\ año^{-1}$)	Referencia
Desierto Sonorense		Baja California Sur y Sonora	60 a 357	1, 2
Desierto de Tehuacán		Puebla	25	3
Bosque tropical seco	Sitios de ladera	Jalisco	319 a 434	4, 5
	Sitios de arroyo	Jalisco	613 a 700	4
	> 60 años de regeneración	Yucatán	850	6
Bosque tropical perennifolio		Veracruz	1 006	7
Bosque tropical subperennifolio		Yucatán	630 a 780	8
Bosque mixto		Veracruz	845	9
Bosque templado de niebla		Veracruz	584 a 612	10
Manglar		Baja California Sur, Sonora, Nayarit, Guerrero, Veracruz y Campeche	307 a 1 750	11 a 17

Nota: este componente de productividad primaria neta es el más estudiado ya que representa la principal vía del regreso de los nutrientes y de la materia orgánica al suelo. Además es el componente de mayor contribución a la PPN total anual del ecosistema.

Referencias: 1) Maya y Arriaga (1996); 2) Martínez-Yrízar *et al.* (1999); 3), Pavón *et al.* (2005); 4) Martínez-Yrízar y Sarukhán (1990); 5) Martínez-Yrízar *et al.* (1996); 6) Campo y Vázquez-Yanes (2004); 7) Martínez-Sánchez (2001); 8) Lawrence y Foster (2002); 9) Williams-Linera y Tolome (1996); 10) Williams-Linera *et al.* (2000); 11) Aké-Castillo *et al.* (2006); 12) Arreola-Lizárraga *et al.* (2004); 13) Barreiro-Güemes (1999); 14) Day *et al.* (1996); 15) Félix-Pico *et al.* (2006); 16) Flores-Verdugo *et al.* (1990); 17) Tovilla-Hernández y De la Lanza-Espino (1999).

de crecimiento diametral de árboles por Ricker y del Río (2004).

La producción de hojarasca de un bosque mixto con elementos tropicales y templados en Veracruz fue analizada por Williams-Linera y Tolome (1996), y en un bosque de niebla en el volcán Acatlán, Veracruz, por Williams-Linera *et al.* (2000) (cuadro 6.3). Para un bosque templado dominado por *Quercus* spp., Bernal-Flores *et al.* (2006) analizaron el crecimiento estacional de la vegetación de pastos nativos en un sistema de pastoreo rotativo del bosque. Basados en un análisis de crecimiento diametral de poblaciones de pinos en el centro de México, García *et al.* (2004) obtuvieron una estimación de productividad, mientras que Biondi *et al.* (2005) analizaron el crecimiento de *Pinus hartwegii* y el clima a la altura del límite arbóreo del Nevado de Colima.

En el caso de los manglares de las lagunas costeras de México, la mayoría de los estudios de productividad primaria se han centrado en la cuantificación de la producción de hojarasca de cuatro de las especies presentes en el país: *Avicenia germinans* L., *Conocarpus erectus* L., *Laguncularia racemosa* L. y *Rhizophora mangle* L. (Aké-Castillo *et al.* 2006). Dichos estudios muestran que la productividad varía significativamente entre las especies de mangle y con el gradiente de salinidad en la laguna, y que la producción anual de hojarasca muestra un amplio rango de valores a nivel nacional (cuadro 6.3). En general, se ha reportado que el patrón de caída de hojarasca en los manglares es estacional, relacionado con cambios ambientales, principalmente radiación, temperatura, influencia de las mareas y salinidad (Flores-Verdugo *et al.* 1990; Day *et al.* 1996; Barreiro-Güemes 1999; Tovilla-Hernández y De la Lanza-Espino 1999; Arreola-Lizárraga *et al.* 2004; Félix-Pico *et al.* 2006).

La información sobre los procesos relacionados con la productividad primaria en los ecosistemas terrestres de México es muy limitada y fragmentada. La mayoría de los estudios se limitan a dos o tres años de medición y se restringen a un solo componente del proceso productivo (principalmente la cuantificación de la caída de hojarasca). Se necesitan más estudios en sitios específicos que incorporen la variabilidad espacial y temporal a mayor escala, y que representen una gama más completa de ecosistemas del país. Aunque para los desiertos y el bosque tropical seco hay un número importante de publicaciones, estas se concentran en unas cuantas áreas. Las estimaciones específicas para cada tipo de ecosistema y sitio son de gran valor para obtener datos más confiables de productividad que hoy se usan para estimar la contribución de los ecosistemas al flujo de gases de invernadero

por cambio de uso de suelo y para validar modelos predictivos.

El Índice Espectral de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) se obtiene mediante sensores remotos desde distintas plataformas satelitales y se ha utilizado en investigación científica como un indicador del estrés hídrico o "verdor" de la vegetación, y por lo tanto como un estimador de la capacidad de fotosíntesis del ecosistema. Aunque existen diferentes bases de datos NDVI generados con diferentes resoluciones espaciales y temporales, este índice ha tenido aplicaciones muy diversas y ha sido una herramienta de análisis muy valiosa en ecología (Rasmussen 1998a, 1998b; Paruelo *et al.* 2005; Pettorelli *et al.* 2005). Diversos estudios muestran que el NDVI se relaciona con la productividad primaria neta terrestre por lo que se ha usado para elucidar la relación entre las fluctuaciones estacionales de la productividad y el clima en distintos ecosistemas y áreas geográficas. El NDVI ha sido también usado para establecer parámetros en modelos de PPN a escala global. Se le ha utilizado además como un indicador de la biomasa relativa y para analizar la variabilidad estacional e interanual de la cobertura vegetal a distintas escalas espaciales y temporales. Por su relación directa con distintos procesos ecológicos clave, algunos trabajos han utilizado esta herramienta para estimar el índice de área foliar (IAF) en diversos ecosistemas. Otros estudios han mostrado la relación que existe entre el NDVI y características fisiológicas asociadas con el estrés hídrico y el déficit de nutrientes. Su aplicación se ha extendido a analizar las relaciones con la concentración atmosférica de CO_2, la precipitación pluvial y la evapotranspiración actual y potencial a varias escalas y en diferentes partes de la Tierra, haciendo posible la predicción. También se ha explorado su aplicación para evaluar respuestas ecológicas al cambio ambiental, el estatus de conservación de los recursos naturales y planear acciones de restauración. Muchos trabajos han aplicado series de tiempo del NDVI para evaluar y predecir el impacto del pastoreo y la carga animal, la extensión de la deforestación, el efecto de la contaminación y la degradación del hábitat, o bien para predecir la densidad, el vigor y el rendimiento de cultivos de valor comercial como el maíz y el trigo (*e.g.* Báez-González *et al.* 2002; Evans y Geerken 2004).

A pesar del enorme potencial de análisis que representa la aplicación de estos datos derivados de sensoramiento remoto, que permiten entender procesos de la superficie terrestre como la productividad primaria, los balances de energía, los ciclos biogeoquímicos y su dinámica a grandes escalas espaciales y temporales (Mora e Iverson 1998; Paruelo *et al.* 2005), los trabajos con este enfoque en México no solo se han realizado en muy pocas regiones y ecosistemas del país, sino que han sido planteados con muy distintos objetivos. Algunos de estos estudios han dirigido su atención a la detección del cambio en la cobertura vegetal y modificación del paisaje por el cambio de uso de suelo. Por ejemplo, el trabajo de Sader *et al.* (1994) documenta los patrones de desmonte en la frontera entre México y Guatemala, el de Ruiz-Luna y Berlanga Robles (1999) la degradación del sistema costero Huizache-Caimanero en Sinaloa, el de Lira y García (2003) presenta una descripción de las clases de vegetación en Michoacán, mientras que el trabajo de Franklin *et al.* (2006) estima la extensión de la conversión del desierto en las planicies de Sonora por desmonte para la siembra de zacate buffel. Otros estudios han analizado la relación entre el NDVI y la variabilidad estacional e interanual de la vegetación, como el trabajo de Lyon *et al.* (1998) en Chiapas y el de Cayrol *et al.* (2000) donde se muestra que las series cronológicas NDVI reflejan con éxito la variabilidad del estatus de la vegetación, la biomasa y el índice de área foliar en sitios semiáridos en la Cuenca del Río San Pedro en el norte de México. El trabajo de Salinas-Zavala *et al.* (2002) analiza a escala regional en el noroeste de México la relación entre la variabilidad en el NDVI y variables climáticas durante las distintas fases del fenómeno El Niño. Por su dimensión, el trabajo de Mora e Iverson (1998) es relevante, pues evalúa el vínculo entre los datos de sensoría remota y modelación estadística como una herramienta de análisis de procesos ecológicos a escala de paisaje. Su estudio aborda para todo nuestro país y sus ecorregiones las relaciones entre indicadores de la productividad de la vegetación, derivados de un análisis multitemporal de imágenes de satélite, y la estacionalidad con distintas variables de balance de agua.

Para los ecosistemas de las zonas críticas de transición como los manglares, las marismas y la vegetación ribereña, existen varios trabajos con este mismo enfoque. Entre estos destacan los estudios realizados en el Delta del Río Colorado por Nagler *et al.* (2001, 2004) que comparan la firma espectral de la vegetación y su correlación con características de la vegetación ribereña y del suelo. Otros trabajos han examinado la degradación y extensión de afectación de los bosques de mangle por disturbio antrópico en la costa de Sinaloa (Ruiz-Luna y Berlanga-Robles 1999) y en otro prominente sistema estuarino en la costa entre Sinaloa y Nayarit (Kovacs *et al.* 2004, 2005).

Aunque el uso del NDVI como herramienta de investigación es cada vez más común en otras regiones del mun-

do, aún son muy contados los estudios en México que apliquen las bases de datos NDVI para cuantificar la heterogeneidad espacial de procesos funcionales a nivel de ecosistema o a escala regional, o para parametrizar y validar modelos de PPN y fenología en los distintos ecosistemas terrestres del país.

La variación estacional del NDVI en el ámbito nacional (Figs. 6.4a, b) muestra grandes contrastes entre regiones, reflejo de la enorme heterogeneidad ambiental que caracteriza a México.

6.3.3 Almacenes de biomasa

La cuantificación de la biomasa almacenada en las comunidades vegetales proporciona información sobre la cantidad de recursos disponibles en un lugar o región para alimento, combustibles y fibras. Es un dato básico en la estimación de rendimientos en ecosistemas agrícolas. Desde una perspectiva ecológica, la biomasa representa recursos almacenados en un ecosistema y cuya variación debida a la dinámica natural o a los disturbios antrópicos brinda información sobre las variaciones en el "capital" de recursos del ecosistema. Recientemente, la biomasa vegetal de los ecosistemas ha sido utilizada para seguir los cambios en el ciclo del carbono debidos a los cambios de uso del suelo, a la deforestación y a la quema de la vegetación. La biomasa vegetal constituye por lo tanto una fuente o un sumidero de gases de efecto invernadero, por lo que su estimación para alimentar modelos en los ámbitos local, regional o nacional se vuelve fundamental.

Existen cuantificaciones puntuales de la biomasa vegetal en algunos ecosistemas del país, pero en general hay un gran vacío de información en este tema. Hay muy pocos estudios que tomen en cuenta los componentes de la biomasa muerta o de las raíces. El componente de biomasa muerta (troncos caídos, mantillo, tocones, raíces) es importante para entender la dinámica del carbono en el mediano y largo plazos en los ecosistemas. Los estudios que abarcan el nivel regional o nacional se basan en mayor o menor medida en información derivada del Inventario Nacional Forestal Periódico y en algunos casos se han tratado de corregir algunas de las deficiencias de este (*e.g.* Cairns *et al.* 2000). La necesidad de cuantificaciones *in situ* de la biomasa de diferentes ecosistemas se hace evidente ante el hecho de que la aplicación de ecuaciones alométricas generales a sitios particulares puede producir errores de estimación importantes, como lo han mostrado Hughes *et al.* (1999) y Cairns *et al.* (2003). La variación espacial es un factor crítico en las cuantificaciones de biomasa a nivel local, especialmente cuando se quiere generalizar a grandes unidades de vegetación.

Las estimaciones de biomasa para ecosistemas particulares se han realizado en el trópico seco en la región de Chamela, Jalisco (Martínez-Yrízar *et al.* 1992; Jaramillo *et al.* 2003a; Kauffman *et al.* 2003), con un ámbito de valores de 60 a 121 Mg ha^{-1} de biomasa aérea para el bosque tropical caducifolio y de 247 a 390 Mg ha^{-1} para el bosque tropical subcaducifolio, y en la Península de Yucatán (Lawrence y Foster 2002; Cairns *et al.* 2003), con valores que oscilan entre 125 y 192 Mg ha^{-1}. En el trópico húmedo en Los Tuxtlas, Veracruz (Hughes *et al.* 2000) y en la selva Lacandona (De Jong *et al.* 2000), la biomasa aérea es mucho mayor, con valores entre 320 y 572 Mg ha^{-1}, mientras que en el matorral semiárido de Tamaulipas (Návar *et al.* 2002) la biomasa en pie apenas alcanza los 60 Mg ha^{-1}. Para el bosque mesófilo de Oaxaca en la región de los Chimalapas (Asbjornsen *et al.* 2005) el valor de biomasa en dos tipos de sustrato geológico (sedimentario y metamórfico) varió de 196 a 299 Mg ha^{-1}, respectivamente. De los trabajos anteriores, solo en Chamela y en Los Tuxtlas se han cuantificado todos los componentes de la biomasa del ecosistema. El estudio de Cairns *et al.* (2000) cuantifica con un método mixto (*i.e.* inventario forestal y muestreo de campo) la biomasa aérea de diferentes unidades de vegetación del sureste de México.

En ecosistemas marinos los almacenes de biomasa se han evaluado en comunidades bénticas, comunidades de organismos asociados a los fondos marinos, de la plataforma continental, el talud continental y la planicie abisal del Golfo de México (Escobar *et al.* 1997; Escobar y Soto 1997; Manickchand-Heileman *et al.* 1998; Escobar *et al.* 1999). Estos muestran que la biomasa, expresada en unidades de carbono, disminuye con la profundidad y se relacionan en forma directa con la materia orgánica generada en columna de agua y exportada al fondo (González-Ocampo *et al.* 2007). En la planicie abisal se han reconocido algunas localidades con biomasa elevada que responden a concentraciones altas de materia orgánica autóctona vinculada a infiltraciones de metano y de aceites en el fondo (MacDonald *et al.* 2004; García-Villalobos y Escobar-Briones 2007).

En ecosistemas acuáticos epicontinentales mexicanos, los estudios que evalúan los almacenes de biomasa son escasos y comúnmente consisten en reconocer la dinámica de la clorofila como un indicador de la biomasa fitoplanctónica. Al respecto, se ha encontrado (Adame *et al.* 2008) que algunos lagos, a pesar de ser en promedio

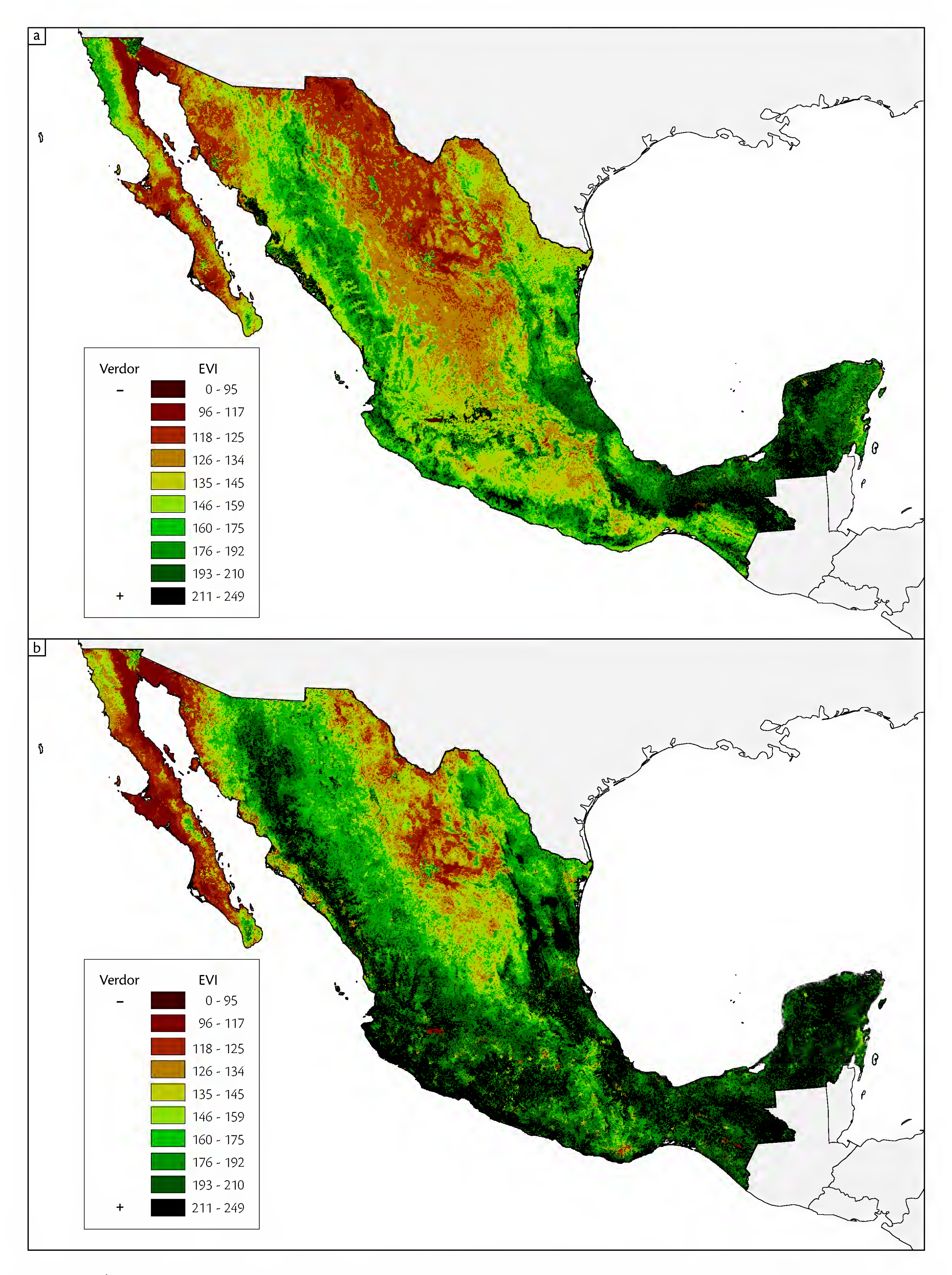


Figura 6.4 Índice de vegetación mejorado (EVI): ***(a)*** marzo de 2005 (CONABIO 2008a); ***(b)*** agosto de 2005 (CONABIO 2008b).

oligotróficos, muestran amplias fluctuaciones no solo en un ciclo anual (44.5 a 851 mg de clorofila "*a*" m^{-2}), sino variaciones interanuales importantes (promedios anuales 158 a 270 mg de clorofila "*a*" m^{-2}) en la biomasa de los productores primarios.

Dada la necesidad de tener información de biomasa en modelos que incorporan el cambio de uso del suelo para estimar balances de carbono, se vuelve prioritario tener estimaciones de campo confiables, en particular de aquellos ecosistemas que están siendo objeto del disturbio antrópico. ASimismo, en ecosistemas terrestres es preciso tener información de calidad sobre la biomasa de la vegetación secundaria que empieza a dominar la cobertura en diversas regiones boscosas del país (templadas y tropicales), ya que a pesar de que pueden ser estructuralmente similares a los bosques primarios, la biomasa no lo es y puede conducir a sobreestimaciones significativas en los modelos.

6.3.4 Captura de carbono biogénico

Las escalas temporales relevantes de variación en los flujos de carbono en la dimensión global van desde millones de años para los procesos controlados por los movimientos de la corteza terrestre, a la escala de días e incluso segundos, para los procesos relacionados con el intercambio aire-océano y la fotosíntesis por el fitoplancton. Es importante reconocer que el contenido de CO_2 atmosférico está modulado por la variación en la tasa de intercambio de la atmósfera con el océano y entre la atmósfera y la biosfera, y esta varía latitudinal, longitudinal y batimétricamente. En condiciones naturales el nivel de concentración de CO_2 en la atmósfera en la escala global está determinado en última instancia por procesos geológicos (González-Ocampo *et al.* 2007).

Las actividades humanas en los últimos 200 años han alterado el ciclo global del carbono de manera significativa. Sin embargo, las tasas de cambio en los flujos de CO_2 atmosférico no solo dependen de los cambios en las actividades humanas, sino también de procesos biogeoquímicos que ocurren en los mares, de procesos climatológicos y de las interacciones de la biota con el ciclo del carbono. Estos procesos e interacciones contribuyen a la captura de carbono orgánico en los sedimentos de los márgenes continentales en los mares. Otros mecanismos de captura que han sido descritos en la literatura incluyen el carbono orgánico atrapado en estructuras carbonatadas como los arrecifes de coral, la exportación de esqueletos de cocolitofóridos, foraminíferos y pterópodos en mares saturados de CO_2 como los mares tropicales, la retención de carbono orgánico en organismos longevos como las ballenas, cuyo promedio de vida es de un siglo, y la degradación de sus huesos, que toma más de 50 años. Una forma adicional de captura de carbono biogénico se da en aguas oceánicas tropicales estratificadas térmicamente de manera perenne, en las cuales la persistencia del circuito microbiano ejemplifica un mecanismo de captura de CO_2.

La información sobre la evaluación de captura de carbono biogénico en los mares mexicanos es limitada y se circunscribe a los estudios realizados en el margen del Pacífico nororiental caracterizado por una zona de oxígeno mínimo natural que permite la preservación y captura de carbono orgánico. Esta zona es la más extensa a nivel global y tiene un papel importante en la bomba biológica del océano (captura de carbono en el océano interior por la exportación de carbono orgánico) lo que explica las variaciones regionales observadas en el CO_2 atmosférico (Paytan *et al.* 1996). A nivel global la bomba biológica secuestra 60% del carbono en el océano profundo y 40% en márgenes continentales. Lo anterior es de importancia fundamental en la modulación del clima en la Tierra. En el caso particular de México, la tasa de captura de carbono orgánico en el Pacífico oriental tropical es 0.6 mg cm^{-2} a^{-1}. La zona de mínimo de oxígeno (ZMO) se produce por la elevada productividad primaria exportada al fondo asociada a anillos y giros de mesoescala y la reducida circulación marina. La elevada productividad primaria y la ZMO han variado en sincronía con los cambios climáticos de escala glaciar-interglaciar por miles de años (Ortiz *et al.* 2004), desempeñando un papel relevante en modular los flujos de CO_2 en el sistema océano-atmósfera. La información existente evalúa el flujo de carbono orgánico sedimentario en núcleos de sedimento del talud continental frente a Baja California Sur (Mazatlán) (Ganeshram y Pedersen 1998) y el Golfo de Tehuantepec (Thunell y Kepple 2004), que presentan variaciones en la captura de carbono orgánico y relevancia en el ciclo del carbono en la región. No existen estudios similares en el Golfo de México ni en el Mar Caribe, donde la captura del carbono orgánico solamente se da en sedimentos carbonatados.

Se desconoce la magnitud de la captura de carbono biogénico en aguas continentales mexicanas pero se puede suponer de baja magnitud debido a que existen muy pocos lagos profundos en México. A pesar de lo anterior, la presencia de una estratificación prolongada tiene implicaciones importantes tales como una extensa anoxia hipo-

limnética (Alcocer *et al.* 2000) derivadas de importantes tasas de exportación de carbono orgánico al fondo incluso para lagos oligotróficos (*e.g.*, 206 ± 82 mg C m^{-2} d^{-1} para el Lago Alchichica, Puebla), lo cual revela la importancia potencial de los lagos tropicales para la captura de carbono orgánico.

6.3.5 Quimioautotrofía

La vida en la Tierra depende en su mayor parte de la fotosíntesis; sin embargo en los fondos marinos, en ausencia de luz, existen ecosistemas que funcionan con fuentes energéticas diferentes. La quimiosíntesis es el proceso por el cual una molécula de carbono (CO_2 o CH_4) y nutrimentos se transforman biológicamente empleando para ello la oxidación de moléculas inorgánicas (*e.g.* H_2, H_2S) o CH_4 como fuente de energía en remplazo de la luz. Poblaciones de gran tamaño pueden sostenerse a base de producción primaria quimiosintética en hábitats del fondo marino con condiciones de baja concentración de oxígeno disuelto como las ventilas hidrotermales, infiltraciones de metano y cadáveres de ballena; asimismo, se ha encontrado quimiosíntesis en algunas cuevas anquihalinas y lagos de origen tectónico y volcánico. Se denominan quimioautótrofos los organismos que obtienen carbono por vía quimiosintética y se subdividen en metanógenos, halófilos, sulforreductores y termoacidófilos, muchos de los cuales cuentan con simbiosis a bacterias que llevan en el interior del organismo que las alberga el proceso quimiosintético. Los microorganismos tanto de vida libre en el agua y sedimentos como los simbiontes son la base de la colonización y sostienen una trama trófica compleja. Como ejemplos se encuentran almejas del género *Bathymodiolus* (Bivalvia: Mytilidae) y gusanos de tubo del género *Riftia* (Pogonophora). Los estudios sobre quimiosíntesis en México se han centrado en ventilas hidrotermales de la Cuenca de Guaymas en el Golfo de California (Nelson *et al.* 1989; Teske *et al.* 2002), cadáveres de ballenas en la planicie del Pacífico oriental (Feldman *et al.* 1998) y en infiltraciones de metano en la planicie abisal del sur del Golfo de México (MacDonald *et al.* 2004). Existen registros de ecosistemas sostenidos por quimiosíntesis basada en H_2S en pH bajo en cuevas de Villa de Luz, Tabasco (Hose y Pisarowicz 1999), y registros inéditos en sistemas anquihalinos en Quintana Roo. Para entender mejor el proceso de la quimiosíntesis en estos ecosistemas es necesario realizar estudios enfocados a la interacción simbiótica empleando para ello diferentes alcances cuantitativos de la biología molecular, la isotopía estable y la química de la masa de agua en la escala relevante a los organismos (μm a cm).

6.4 Dinámica biogeoquímica

Mediante los procesos de descomposición de la materia orgánica, los elementos minerales utilizados por los organismos en su crecimiento son reciclados en el ecosistema. Además de nutrientes como el nitrógeno y el fósforo, este proceso de mineralización libera grandes cantidades de CO_2 producto de la respiración microbiana. Por ello la estimación de los almacenes de carbono en los ecosistemas es fundamental para entender las consecuencias de la transformación de los ecosistemas naturales y las emisiones de bióxido de carbono a escalas regional y nacional. En el caso de los ecosistemas marinos, la exportación del material orgánico particulado se ha reconocido como la ruta principal de transporte de carbono y bioelementos hacia el piso oceánico y tiene un papel importante en los ciclos biogeoquímicos dentro del océano. Respecto a los sistemas epicontinentales, los estudios de sistemas lénticos mexicanos (lagos, presas) son escasos y se circunscriben a los principales lagos (Chapala, Jalisco); por otro lado, los ambientes lóticos (ríos y arroyos) son prácticamente desconocidos desde un punto de vista limnoecológico. La eutrofización, derivada del vertimiento de aguas residuales y fertilizantes a los cuerpos acuáticos, es uno de los principales problemas hoy día en México. La eutrofización conlleva el incremento desmedido de biomasa algal o de plantas vasculares (*e.g.*, lirio acuático) que, ya sea por su gran cantidad o su baja palatabilidad, terminan siendo exportados al fondo de lagos y embalses (Fig. 6.5).

6.4.1 Descomposición de materia orgánica

La descomposición es un proceso ecosistémico clave por medio del cual los restos orgánicos de plantas y animales son degradados por agentes físicos (*e.g.*, lixiviación y fragmentación) y biológicos (*e.g.*, actividad de los microorganismos del suelo) y como consecuencia se libera CO_2 a la atmósfera y elementos minerales al suelo en formas que pueden ser usadas para la producción microbiana y vegetal (Chapin *et al.* 2002).

El entendimiento de los patrones espaciales y temporales de descomposición es central para el estudio de los ecosistemas terrestres ya que la descomposición, *1*] es la base de la actividad biológica del suelo y de las cadenas

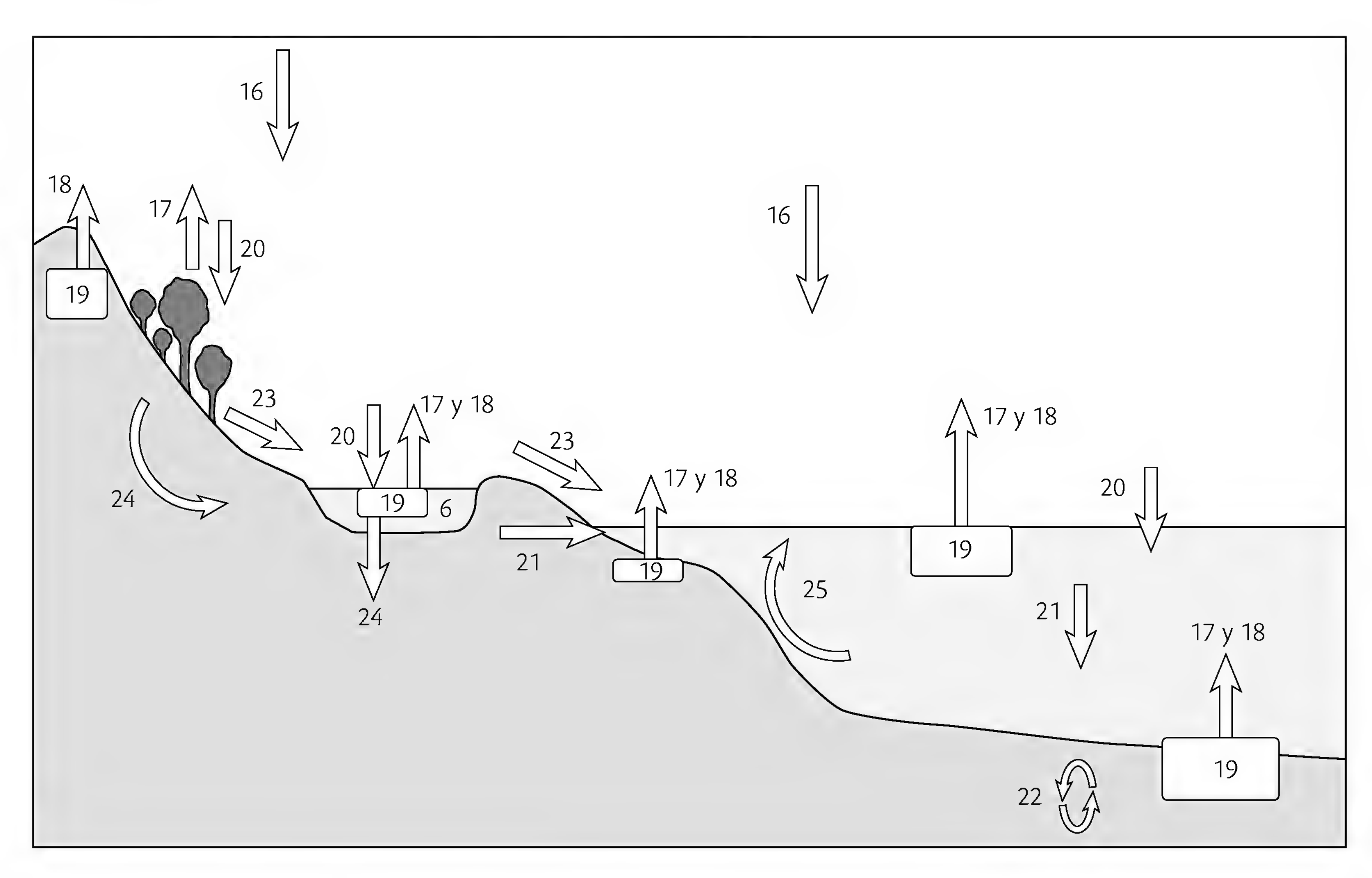


Figura 6.5 Procesos biogeoquímicos del ecosistema. La numeración corresponde a la lista de procesos del cuadro 6.1. Las flechas representan flujos y las cajas representan almacenes.

tróficas basadas en los detritus; *2*] contribuye a la formación de suelo; *3*] determina la fertilidad y la retención de nutrientes del suelo; *4*] es un componente básico del ciclo de carbono en el ecosistema, y *5*] se ha utilizado como un índice del funcionamiento del ecosistema que puede ser incorporado a modelos predictivos de la dinámica ecosistémica para diferentes escenarios de cambio climático global (Chapin *et al.* 2002; Andersen y Nelson 2006).

A pesar de que México posee una amplia gama de ecosistemas terrestres, y de la importancia del proceso de descomposición en el ciclo del carbono y en el funcionamiento del ecosistema, existen en la actualidad muy pocos estudios en el país sobre este tema y solo hasta la década de los noventa se empieza a orientar la investigación ecológica hacia este aspecto. Una revisión bibliográfica hecha para este capítulo que abarca el periodo 1990-2006 en revistas indexadas muestra que se publicaron tan solo 12 trabajos, todos con muy distintos enfoques y preguntas de investigación.

De estos trabajos, únicamente cuatro abordan en forma directa la descomposición de los residuos vegetales en ecosistemas nativos de México. Dos analizan el componente foliar de la hojarasca en el bosque tropical lluvioso en Veracruz (Álvarez-Sánchez y Enríquez 1996; Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003) y uno más en el bosque tropical seco, en distintas etapas sucesionales, en Campeche (Xuluc-Tolosa *et al.* 2003). El cuarto estudio analiza la descomposición del material leñoso en el bosque tropical subcaducifolio de Yucatán (Harmon *et al.* 1995). En adición, un trabajo de tesis de maestría analiza la descomposición foliar de especies leñosas en el bosque tropical seco de Jalisco (Martínez-Yrízar 1984).

De los otros siete trabajos, tres abordan distintos aspectos relacionados con la descomposición: uno analiza la presencia de micelio en el suelo y su efecto en la concentración de nutrientes en un bosque tropical lluvioso en el sur de México (Guevara y Romero 2004); otro analiza la micoflora asociada a la descomposición foliar de especies selectas en un bosque de niebla (Heredia 1993), y uno más, los efectos de la actividad del cangrejo terrestre en remoción de hojarasca en un bosque semideciduo en las dunas costeras de Veracruz (Kellman y Delfosse 1993).

Con un enfoque agronómico, dos trabajos analizan la descomposición de residuos orgánicos, uno de los residuos añadidos *in situ* al suelo de un cultivo de maíz en Tabasco (Cruz *et al.* 2002), y el otro, añadidos en condiciones de laboratorio al suelo de un cultivo de maíz y uno de frijol en Guanajuato (Reyes-Reyes *et al.* 2003). Un ter-

cer trabajo en Tabasco, con un enfoque aplicado, investiga la influencia de dos tipos de pastizal inducido y de un bosque sucesional en la dinámica de la descomposición de una leguminosa y la fertilidad del suelo (Geissen y Morales-Guzman 2006).

Por último, un par de trabajos analizan el potencial microbiano del suelo y la mineralización de carbono mediante la incubación de suelo del bosque tropical caducifolio en Jalisco (García-Oliva *et al.* 2003) y de distintas comunidades del Desierto Sonorense en Sonora (Núñez *et al.* 2001).

A diferencia de otros procesos ecosistémicos, como la producción de hojarasca, la información sobre la descomposición de materia orgánica en los ecosistemas de México es particularmente escasa. Se necesitan estudios que incorporen la variabilidad espacial y temporal a mayor escala, y que representen una muestra más completa de los distintos ecosistemas del país. Aunque se cuenta con información para el bosque tropical caducifolio y el bosque tropical lluvioso, esta información es muy puntual y se centra en unas cuantas especies y sitios de estudio. Estimaciones específicas para cada tipo de ecosistema, así como el estudio de los factores que afectan las tasas de descomposición, son de gran importancia para entender cómo las actividades antrópicas y otro tipo de cambios pueden influir en la estructura y el funcionamiento del ecosistema.

6.4.2 Almacenes de carbono en ecosistemas terrestres

La estimación de los almacenes de carbono en los ecosistemas es fundamental para entender las consecuencias de la transformación de los ecosistemas naturales con propósitos agropecuarios y de los cambios de cobertura vegetal sobre las emisiones de bióxido de carbono a escalas regional y nacional. A pesar de la importancia del reservorio, en particular en los bosques tropicales y templados del país, la información publicada sobre los almacenes de carbono y de las emisiones debidas a las perturbaciones naturales o al cambio de uso del suelo es aún escasa. Asimismo, no hay mucha información respecto del almacén de carbono en perfiles completos del suelo y mucho menos aún del tamaño de los reservorios con diferentes tiempos de residencia. En muchos casos, las estimaciones de los almacenes de carbono en la biomasa vegetal terrestre se han realizado multiplicando el valor de la biomasa por un factor que varía entre 0.47 y 0.50.

Pocos estudios han cuantificado los almacenes de carbono en los ecosistemas como un todo, incluyendo los almacenes aéreo y subterráneo en la biomasa viva, en la necromasa y en el suelo. En particular, el almacén en la biomasa muerta es importante en la dinámica del carbono de mediano y largo plazos en los ecosistemas dominados por plantas leñosas. Los trabajos que han cuantificado los almacenes ecosistémicos de carbono se han llevado a cabo en unas cuantas regiones: *a*] en el trópico húmedo en la región de Los Tuxtlas, Ver., en selva primaria, secundaria y praderas (Hughes *et al.* 1999, 2000; Jaramillo *et al.* 2003b); *b*] en el trópico seco en la región de Chamela, Jal., en selva baja, selva mediana y praderas (Jaramillo *et al.* 2003a), y *c*] en la zona templada de los Altos de Chiapas, en bosques de encino, mesófilo, de pino, bosques degradados, tierras cultivadas y praderas (De Jong *et al.* 1999). Otro estudio muy completo, en el que se cuantificaron todos los almacenes excepto el de las raíces, que se estimó con ecuaciones alométricas, es el de De Jong *et al.* (2000) en la selva Lacandona de Chiapas. Estos dos últimos tienen un énfasis regional y evalúan el impacto del cambio de uso del suelo en las emisiones de carbono a la atmósfera. En este mismo contexto, Cairns *et al.* (2000) calculan los almacenes de carbono aéreos en la biomasa viva para una variedad de condiciones de uso y cobertura del suelo, utilizando inventarios forestales, ecuaciones de regresión y verificaciones en campo. Al igual que en el caso anterior, se realizaron estimaciones regionales de emisiones de carbono a la atmósfera.

En otro estudio con énfasis regional, Mendoza-Vega *et al.* (2003) se concentran en la cuantificación de los almacenes de carbono en el suelo y en las raíces de una variedad de condiciones de uso y de cobertura en los Altos de Chiapas, con métodos muy intensivos de campo. Etchevers *et al.* (2006) incluyen datos de almacenes de carbono en sistemas agrícolas de ladera en Oaxaca, en conjunto con estimaciones de algunos bosques primarios y secundarios de la región. Reportan datos para las porciones aérea y subterránea de la vegetación, así como para el perfil del suelo. A pesar de que parece existir una moda en cuanto a la estimación de los almacenes de carbono en ecosistemas terrestres, debido a su relevancia para calcular emisiones y flujos de carbono a diferentes escalas, la información publicada en revistas especializadas arbitradas es escasa.

6.4.3 Almacenes de carbono en ecosistemas acuáticos

El almacén de carbono biogénico en los ecosistemas acuáticos es, junto con la exportación, fundamental para el

balance de CO_2 en la atmósfera. En los ecosistemas acuáticos este proceso implica el retiro de cada molécula de carbono biogénico del ciclo del carbono en la escala de tiempo grande, es decir, por más de 100 años. Esto lo reconocemos en almacenes representados en organismos longevos como las ballenas, o en la acumulación de estructuras como los arrecifes de coral en los mares o los estromatolitos masivos de los lagos salinos. Lo vemos asimismo ejemplificado en los circuitos microbianos de los mares tropicales perennemente estratificados y en la exportación masiva al fondo marino de agregados microalgales como resultado de florecimientos de diatomeas y cocolitofóridos. Se ha reconocido que el papel del almacén de carbono biogénico en los mares excede al de los ecosistemas terrestres.

La materia orgánica que conforma los almacenes de carbono en los sedimentos oceánicos se origina por fijación fotosintética del carbono inorgánico a partir del CO_2 atmosférico y el depósito del fitoplancton o consumidores en el fondo. Otra parte proviene del flujo de materiales biológicos de ríos y del continente al mar costero. En los sedimentos marinos el almacén de carbono desempeña un papel importante: es un reservorio en el ciclo global del carbono que se deriva de la acumulación de materia orgánica a lo largo del tiempo y dado que es un proceso en la escala grande (más de 100 años) se vincula con la generación de recursos energéticos. El talud constituye el almacén principal de carbono en el océano. Las primeras compilaciones de carbono orgánico total (COT) en sedimentos superficiales marinos en México datan de la década de los sesenta; el Pacífico posee una media mayor de COT que el promedio del océano global, debido a una productividad elevada que excede 200 g C m^{-2} a^{-1}, que se debe a surgencias por viento y a los aportes fluviales. Este aporte contribuye a generar la zona de oxígeno mínimo natural más amplia del Pacífico oriental tropical (Lara-Lara *et al.* 2007; Silverberg *et al.* 2007; Sánchez y Carriquiry 2007). El aporte elevado de nutrimentos a la zona costera de fuentes continentales y de materia orgánica genera eventos de hipoxia en determinados escenarios, al modificar las proporciones N/P y N/Si, como son estratificación superficial y tiempos de residencia del agua extensos. Los nutrimentos provenientes de surgencias de aguas oceánicas subsuperficiales dan lugar a una productividad fitoplanctónica elevada y a la acumulación subsecuente de carbono, que trae consigo una deficiencia de oxígeno. Los efectos combinados entre aguas con contenido bajo de oxígeno en las zonas de surgencias naturales y la disponibilidad elevada de nutrimentos tiende a incrementar la exportación vertical de carbono orgánico e intensifica la hipoxia costera. Es necesario que en los próximos años se realicen estudios para evaluar la generación de zonas de hipoxia por los efectos que ocasionan en la reducción de biodiversidad y en la producción secundaria acuática (Hernández de la Torre y Gaxiola Castro 2007). Procesos y efectos similares son observados en sistemas acuáticos epicontinentales, con el agravante de que el aporte de nutrimentos y materia orgánica a estos es un fenómeno ahora ya generalizado. Las consecuencias (*e.g.*, generación de anoxia y producción de ácido sulfhídrico) son de mayor intensidad tomando en cuenta el menor volumen de agua que contienen los lagos y embalses.

6.4.4 Fijación de nitrógeno en ambientes acuáticos

La actividad biogeoquímica de los procariontes tiene efectos globales en la ecología de los ecosistemas acuáticos, ya que estos organismos están en la base de todos los ciclos biogeoquímicos, y constituyen la fuente de materia orgánica particulada que finalmente será regenerada en superficie o exportada a la profundidad.

Las tasas de crecimiento del plancton en las aguas superficiales de ambientes oligotróficos suelen estar limitadas por la disponibilidad de formas reducidas de nitrógeno (N). El nitrógeno reducido puede entrar a las regiones superficiales de la columna de agua, donde se lleva a cabo la mayor parte de la fijación biológica del carbono, por medio de la advección o difusión de nitratos y nitritos provenientes de agua profunda, o por medio de la conversión de nitrógeno atmosférico a nitrógeno reducido a partir de la actividad de bacterias fijadoras de nitrógeno. La fijación de nitrógeno atmosférico equivale a una fuente de nitrógeno reducido que entra a la red trófica en cuerpos de agua en las regiones tropicales y subtropicales; esta es por lo tanto, una reacción esencial para la incorporación de formas reducidas de nitrógeno que limitan la productividad primaria.

A partir del análisis de la proporción entre el nitrógeno y el fósforo presente en la materia orgánica, se han identificado regiones en el océano que en teoría tienen gran actividad de incorporación (fijación) o pérdida (desnitrificación) de nitrógeno. El Golfo de México se ha identificado como una región en la que la fijación de nitrógeno debe ser muy alta por la presencia de fondos bien oxigenados, mientras que la región oriental del Océano Pacífico tendría tasas muy altas de desnitrificación (Gruber y

Sarmiento 1997) que ocurren dada la presencia de una masa de agua hipóxica que reduce la concentración de nitrato requerido para la fotosíntesis, reduce la productividad biológica y la captura de carbono orgánico en sedimentos (la fuente de oxígeno a la reserva atmósfera-océano).

A la fecha, en México se ha llevado a cabo un análisis de la diversidad bacteriana de fitoplancton con actividad fotoautótrofa y diazótrofa en aguas superficiales del Canal de Yucatán, a partir de los datos generados por la fragmentación de las moléculas de ADN o *shotgun* como parte del Global Ocean Sampling (Rusch *et al.* 2007). Existen otros estudios que han analizado las tasas de fijación de nitrógeno por comunidades formadoras de tapices y estromatolitos en el lago Alchichica, Puebla, y en Cuatrociénegas, Coahuila (Falcón *et al.* 2002, 2007). En general, se espera que la fijación de nitrógeno sea importante en regiones oligotróficas, encontrando mayor producción nueva mar afuera y en ambientes limnéticos con poca entrada de nutrientes. A futuro se requiere, por una parte, la identificación de los principales grupos diazótrofos en los cuerpos acuáticos mexicanos y por otra una caracterización de la ocurrencia estacional del proceso de fijación de nitrógeno respecto a la hidrodinámica regional y la proporción de ocurrencia con otros procesos del uso de nutrimentos nitrogenados.

6.4.5 Flujo de materia y energía en lagos

En México los intereses de índole práctica (*i.e.*, uso múltiple del recurso acuático), así como lo novedoso y la diversidad de los ambientes acuáticos epicontinentales tropicales, han promovido su estudio, sobre todo por medio de descripciones a nivel individual o regional. Sin embargo, los aún escasos estudios disponibles para el país no permiten hacer generalizaciones de sus características ecológicas y, menos aún, de tipo comparativo a escala geográfica más amplia.

Los aspectos dinámicos del funcionamiento de los ambientes acuáticos mexicanos son aún desconocidos. Apenas se ha iniciado el conocimiento —limnoecológico— descriptivo básico y en algunos casos se cuenta con registros de mediano o largo plazo de algunas variables limnoecológicas de relevancia, tales como temperatura del agua o nivel del lago, que permiten dar inicio a los estudios ecológicos a largo plazo; tal es el caso de Pátzcuaro, Michoacán, o de Alchichica, Puebla. Este último es el único sistema acuático epicontinental incluido en la Red Mexicana de Estudios Ecológicos a Largo Plazo (Red Mex-LTER).

Existen dos cuestiones de especial importancia para el entendimiento de la dinámica del funcionamiento de estos ecosistemas: *a*] los flujos de materia y energía, y *b*] la variabilidad temporal, que incluye tanto los flujos como las cantidades *stock*. Respecto a lo anterior, se requiere comenzar por hacer los balances de energía, de agua y de sustancias químicas diversos (*e.g.*, nutrimentos). Sobre esto último, la evidencia disponible hoy día ha mostrado que, a diferencia de los ambientes acuáticos templados en donde el fósforo tiene un papel preponderante en el control de la producción primaria, en los ambientes tropicales existe cada vez más evidencia que indica que es el nitrógeno y no el fósforo el elemento clave que limita el crecimiento fitoplanctónico (Lewis 2002). Para lagos mexicanos existen varios trabajos que apoyan estas observaciones, por ejemplo los de Bernal-Brooks *et al.* (2003) y Ramos-Higuera *et al.* (2008).

De lo anterior se han esbozado fenómenos peculiares que no han sido registrados en otros sistemas. Baste mencionar dos ejemplos. La dominancia de fitoplancton de talla grande > 2 µm (Adame *et al.* 2008) y su relevancia en el flujo de carbono y nutrimentos en lagos oligotróficos, observación que resulta contradictoria respecto a lo registrado tanto para el ambiente oceánico como para el lacustre, así como la regulación de la producción primaria por el silicio y no por el fósforo o el nitrógeno; otro aspecto notable es la regulación de la producción primaria por la luz antes que por nutrimentos en lagos naturalmente turbios mexicanos y la relevancia de la interacción arcillas suspendidas, materia orgánica disuelta, bacterias como fuente de carbono para sostener la red trófica en lugar del fitoplancton (Lind *et al.* 1992).

Posteriormente es necesario reconocer la utilización de estos recursos, así como medir la producción biológica. Existe una cantidad muy limitada de mediciones de producción primaria (*e.g.* para el Lago de Chapala por Lind *et al.* 1992) y menos aún de producción secundaria. Lo más cercano a la primera variable es la medición de la biomasa fitoplanctónica expresada por la concentración de clorofila que, determinada a lapsos regulares, puede aproximarse a una medida de producción primaria.

Ahora bien, la medición de los procesos y relevancia de los mecanismos de descomposición y reciclamiento, así como el delineado y modelado de las redes tróficas de cuerpos acuáticos epicontinentales son prácticamente desconocidos. En casos contados se han realizado intentos de delinear redes tróficas de lagos mexicanos, pero

estos modelos son más bien conceptuales y no cuentan con evaluaciones de cantidades *stock* (*i.e.*, biomasa), ni de flujos.

Por otro lado, los escasos avances que se han realizado relativos a la limnoecología mexicana no dan un seguimiento a lo largo de varios ciclos anuales, por lo cual es imposible aún reconocer los patrones de cambio ambiental con el tiempo ni de los procesos ni tampoco de los componentes químicos o bióticos involucrados. Hasta hace poco tiempo existía la idea de que la estacionalidad en los trópicos (dos épocas predominantes: una fría de secas y una cálida de lluvias) permitía caracterizar los procesos con base en dos muestreos al año, uno para cada época contrastante. Sin embargo, los estudios realizados en otras regiones tropicales han mostrado que los trópicos presentan patrones de variabilidad temporal muy diversos, que van del ciclo diario hasta los periodos de largo plazo y no periódicos, pasando por el ciclo anual y otros de periodicidades intermedias. Esto pone de manifiesto la complejidad de los procesos ecológicos en los ambientes acuáticos epicontinentales tropicales y la necesidad de realizar estudios para describir esta diversidad de procesos en los próximos años. Recientemente (Adame *et al.* 2008) se ha sugerido la existencia de un ciclo con periodicidad bienal, controlado por procesos internos más que externos al sistema.

6.4.6 Exportación de carbono biogénico en ecosistemas acuáticos

La exportación del material orgánico particulado se ha reconocido como la ruta principal de transporte de carbono y bioelementos hacia el piso oceánico y tiene un papel importante en los ciclos biogeoquímicos del océano. La literatura refiere que el zooplancton —por la herbivoría— y las bacterias —por medio de la remineralización—, remueven entre 80 y 90% de la productividad primaria en los estratos superficiales de la columna de agua. De la producción primaria estimada a nivel global, 40 a 50 Gt Ca^{-1}, solo 1.5% se exporta y deposita en el sedimento superficial en mar abierto al fondo y >17% en el talud, donde está disponible para la fauna que habita los fondos marinos. La mayor parte del material es oxidado en la columna de agua y en los sedimentos.

A pesar de la escasa cantidad de material orgánico que llega al fondo oceánico, este determina algunas propiedades del sedimento, como el volumen de O_2 disuelto disponible para la vida en los fondos marinos, la consolidación del sedimento, la proporción de minerales y el tamaño de grano. Estos dos últimos que contribuyen a la estructuración de los fondos marinos y conforman el hábitat de organismos en una gran diversidad de formas y con papeles distintos en el ecosistema (*e.g.* degradación de materia orgánica, remineralización de elementos). Por lo tanto, las partículas que viajan a través de la columna de agua son de interés para predecir las condiciones de oxigenación que se encuentren en aguas profundas de una región y con ello los tipos de asociaciones faunísticas que ocurren, tanto en columna de agua como en el sedimento.

La composición orgánica e inorgánica de las partículas en la columna de agua es alterada por la actividad bacteriana durante su estancia en la columna de agua y en su caída al fondo, ya sea enriqueciéndolas con la colonización de las bacterias o bien mermando su valor energético durante la remineralización. La naturaleza, la cantidad y el flujo de las partículas han sido determinados con el uso de trampas de sedimentos. Los resultados han permitido validar modelos del destino de la productividad local en el océano mundial.

En México los estudios sobre la exportación de carbono biogénico son limitados y se han determinado a partir de registros paleoceanográficos y con trampas de sedimento (Lara-Lara *et al.* 2007; Silverberg *et al.* 2007; Sánchez y Carriquiry 2007). Los resultados de dichos estudios han permitido establecer la frecuencia de fenómenos como El Niño y otros en escalas mayores, como la oscilación decadal del Pacífico. En el Golfo de México la tasa de exportación de carbono biogénico se conoce solamente para aguas costeras superficiales (Biggs 1992).

El flujo de las partículas hacia el piso oceánico se ha estimado para los mares tropicales en menos de 40 mg C m^{-2} d^{-1} (Deuser *et al.* 1981) y proviene de la producción primaria en la capa eufótica, donde predominan cianobacterias y ocasionalmente diatomeas, cocolitofóridos y dinoflagelados (Deuser *et al.* 1981; Jeffrey *et al.* 1983; González Ocampo 2005). En el caso de ecosistemas acuáticos epicontinentales, los cálculos de los flujos solamente se han realizado en lagos con estudios a largo plazo (*i.e.* Alchichica, Adame *et al.* 2008). Evaluaciones recientes —para el mismo lago— de tasas de exportación de carbono biogénico mediante el uso de trampas de sedimento han revelado un intervalo de entre 65 y 451 mg C m^{-2} d^{-1}, promediando 206 ± 82 mg C m^{-2} d^{-1} exportados al sedimento. Es importante aclarar que la contribución principal de carbono biogénico procede de la producción primaria de la zona eufótica llevada a cabo principalmente por diatomeas (Oliva *et al.* 2001).

Los estudios sobre la descripción microscópica de las partículas biogénicas exportadas al fondo marino reconocen partículas orgánicas e inorgánicas. La presencia de pigmentos en muestras de agua de fondo (González 2005; González-Ocampo *et al.* 2007) y en sedimentos abisales del Golfo de México (Ley 2003) sugiere la existencia de mecanismos de agregación en columna de agua y estrategias que facilitan la exportación del carbono biogénico al fondo como los ciclones, las tormentas de invierno y las ondas internas vinculados con el acoplamiento pelágico-bentónico. Para el caso de los ambientes epicontinentales, la elevada concentración de clorofila en el sedimento se presenta con cierto desfase respecto a los florecimientos de fitoplancton de la columna de agua y la presencia de la clorofila en el sedimento es evidencia de la exportación de carbono biogénico al fondo y de la presencia de un acoplamiento pelágico-bentónico (Alcocer *et al.* 2008).

La frecuencia con la cual se exporta material con pigmentos al sedimento abisal y los mecanismos que facilitan la exportación son desconocidos y es uno de los temas que requieren prioridad en el estudio de la exportación de carbono biogénico en los próximos años.

6.5 Consideraciones finales

En este capítulo solo se han abordado algunos de los procesos que se consideran importantes para entender, de manera sistémica e integral, la dinámica funcional de los ecosistemas en México. No obstante que existen en nuestro país especialistas en muchos de los procesos identificados, en su mayoría son investigadores que trabajan en sitios muy localizados y le dan seguimiento a los procesos por solo algunos años. Más aún, los objetivos, métodos y escalas son tan disímiles entre los estudios, que resulta muy difícil hacer una integración a nivel regional y nacional. Por la misma razón, la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas a escala global apenas comienza a conformarse.

Los pocos esfuerzos existentes para plasmar en mapas de alcance nacional estos procesos del ecosistema se basan en información puntual y acotada, cuya extrapolación a todo el país deja mucho que desear pues los modelos empleados no son robustos y los supuestos establecidos no siempre se cumplen. Sin embargo, es importante reconocer que son una primera aproximación que ayuda a generar la conciencia de su importancia, así como el interés necesario para abordarlos de una manera más apropiada. Asimismo, no obstante la limitada, heterogénea y, dados los enormes huecos existentes, desarticulada descripción que se hace en este capítulo de los procesos ecosistémicos, el documento constituye una importante revisión del estado de conocimiento que se tiene en nuestro país al respecto.

Es de suma importancia redoblar esfuerzos para avanzar en el entendimiento de la forma de funcionar de nuestros ecosistemas y en particular de aquellos que son modificados a pasos acelerados. Siendo los procesos ecosistémicos sumamente dinámicos, su estudio requiere mediciones continuas y prolongadas, difíciles de obtener a partir de esfuerzos no sistemáticos, sobre todo en un entorno científico que durante décadas ha promovido los estudios locales y de corto plazo. Más aún, la situación se ha tornado crítica ante el hecho de que algunas dependencias públicas no permiten la consulta de información relevante por considerarla clasificada, y que algunos programas nacionales de monitoreo se han desmantelado o no tienen los recursos suficientes para mantenerse apropiadamente. Es indispensable revertir esta situación. El esfuerzo que ello implica no sólo requiere la búsqueda de fondos de financiamiento apropiados, sino además el establecimiento de redes de grupos de investigación que, trabajando de manera coordinada, puedan generar la información a las escalas requeridas. El establecimiento de la Red Mexicana de Investigación Ecológica de Largo Plazo (Mex-LTER), así como el Programa Mexicano del Carbono, son claras muestras del interés y la disposición de los científicos mexicanos para abordar estudios con el detalle y a las escalas espaciales y temporales que esa tarea requiere.

La tarea de entender los procesos ecológicos básicos que mantienen el funcionamiento de los ecosistemas cobra particular importancia en nuestros esfuerzos por identificar, conservar y aprovechar los servicios que nos brindan los ecosistemas. Solo con un claro entendimiento de cómo operan estos procesos ecológicos básicos será posible diseñar e implementar un programa de manejo sustentable de ecosistemas que incluya la óptima administración de los servicios ecológicos de los cuales depende nuestro desarrollo económico y social.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Raúl Ahedo y a Eric Márquez García por su ayuda en la preparación de este documento.

Referencias

Adame, M.F., J. Alcocer y E. Escobar. 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology* **53**: 22-31.

Aké-Castillo, J.A., G. Vázquez, J. López-Portillo. 2006. Litterfall and decomposition of *Rhizophora mangle* L. in a coastal lagoon in the southern Gulf of Mexico. *Hidrobiologia* **559**: 101-111.

Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M.R. Sánchez y G. Vilaclara. 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **27**: 3166-3169.

Alcocer, J., E. Escobar y L.A.H. Oseguera. 2008. Acoplamiento pelágico-bentónico: respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica* **18**: 115-122.

Álvarez-Sánchez, J., y S. Guevara. 1993. Litterfall dynamics in a Mexican lowland tropical forest. *Tropical Ecology* **34**: 127-142.

Álvarez-Sánchez, J., y S. Guevara. 1999. Litter interception on *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) in a tropical rain forest. *Biotropica* **31**: 89-92.

Álvarez-Sánchez, J., y R.B. Enríquez. 1996. Leaf decomposition in a Mexican tropical rain forest. *Biotropica* **28**: 657-667.

Andersen, D.C., y S.M. Nelson. 2006. Flood pattern and weather determine *Populus* leaf litter breakdown and nitrogen dynamics on a cold desert floodplain. *Journal of Arid Environment* **64**: 626-650.

APL Ocean Remote Sensing. Johns Hopkins University, Applied Physics Laboratory, Ocean Remote Sensing, Sea Surface Temperature, en <*http://fermi.jhuapl.edu/index3.html*> (consultado en mayo de 2008).

Arreola-Lizárraga J.A., F.J. Flores-Verdugo, A. Ortega-Rubio. 2004. Structure and litterfall of an arid mangrove stand on the Gulf of California, Mexico. *Aquatic Botany* **79**: 137-143.

Asbjornsen, H., N. Velázquez-Rosas, R. García-Soriano y C. Gallardo-Hernández. 2005. Deep ground fires cause massive above- and below-ground biomass losses in tropical montane cloud forests in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **21**: 427-434.

Báez-González, A.D., P. Chen, M. Tiscareño-López y R. Srinivasan. 2002. Using satellite and field data with crop growth modeling to monitor and estimate corn yield in Mexico. *Crop Science* **42**: 1943-1949.

Barajas-Guzmán, G., y J. Álvarez-Sánchez. 2003. The relationships between litter fauna and rates of litter decomposition in a tropical rain forest. *Applied Soil Ecology* **24**: 91-100.

Barreiro-Güemes, M.T. 1999. Mangrove leaf litter input and foliage renovation of an estuarine system in southeast Mexico. *Revista de Biología Tropical* **47**: 729-737.

Bernal-Brooks, F.W., L. Dávalos-Lind y O.T. Lind. 2003. Seasonal and spatial variations in algal growth potential and growth-limiting nutrients in a shallow endorheic lake: Lake Pátzcuaro (Mexico). *Lakes y Reservoirs: Research and Management* **8**: 83-93.

Bernal-Flores, A., A. Hernández-Garay, J. Pérez-Pérez, J.G. Herrera-Haro, M. Martínez-Menes *et al.* 2006. Patrón de crecimiento estacional de pastos nativos en un bosque de encino, en el estado de México, México. *Agrociencia* **40**: 39-47.

Biggs, D.C. 1992. Nutrients, plankton, and productivity in a warm-core ring in the western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* **97**: 2143-2154.

Biondi, F., P.C. Hartsough e I. Galindo-Estrada. 2005. Daily weather and tree growth at the tropical treeline of North America. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **37**: 16-24.

Bullock, S.H. 1997. Effects of seasonal rainfall on radial growth in two tropical tree species. *International Journal of Biometeorology* **41**: 13-16.

Búrquez, A., A. Martínez-Yrízar y S. Núñez. 1999. Sonoran Desert productivity and the effect of trap size on litterfall estimates in dryland vegetation. *Journal of Arid Environments* **43**: 459-465.

Button, B.J., y J. Ben-Asher. 1983. Intensity-duration relationships of desert precipitation at Avdat, Israel. *Journal of Arid Environment* **6**: 1-12.

Cairns, M.A., P.K. Haggerty, R. Álvarez, B.H.J. De Jong e I. Olmsted. 2000. Tropical Mexico's recent land-use change: a region's contribution to the global carbon cycle. *Ecological Applications* **10**: 1426-1441.

Cairns, M.A., I. Olmsted, J. Granados y J. Argáez. 2003. Composition and aboveground tree biomass of a dry semi-evergreen forest on Mexico's Yucatán Peninsula. *Forest Ecology and Management* **186**: 125-132.

Campo, J., y C. Vázquez-Yanes. 2004. Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatán, Mexico. *Ecosystems* **7**: 311-319.

Castellanos, J., V.J. Jaramillo, R.L. Sanford y J.B. Kauffman. 2001. Slash-and-burn effects on fine root biomass and productivity in a tropical dry forest ecosystem in Mexico. *Forest Ecology and Management* **148**: 41-50.

Cayrol, P., A. Chehbouni, L. Kergoat, G. Dedieu, P. Mordelet *et al.* 2000. Grassland modeling and monitoring with SPOT-4 VEGETATION instrument during the 1997-1999 SALSA experiment. *Agricultural and Forest Meteorology* **105**: 91-115.

Conabio. Automatic Processing in Conabio of near-real time operational MODIS ocean products applied to

Mexico seas monitoring, en <*ftp://200.12.166.180/Operational_Satellite_Products/MODIS/Ocean_Products/readme.html*>.

Conabio. 2008a. Índice de vegetación mejorado (EVI), marzo 2005, México. Obtenido de imágenes MODIS, resolución espacial 500 m.

Conabio. 2008b. Índice de vegetación mejorado (EVI), agosto 2005, México. Obtenido de imágenes MODIS, resolución espacial 500 m.

Cruz, A.G., S. Salgado García, F.J. Catzin Rojas y A.I. Ortiz Ceballos. 2002. Descomposición del follaje de "nescafé" (*Mucuna* spp.) en la época seca. *Interciencia* **27**: 625-630.

Chapin III, F.S., P.A. Matson y H.A. Mooney. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, Nueva York.

Day, J.W., C. Coronado-Molina, F.R. Vera-Herrera, R. Twilley, V.H. Rivera-Monroy *et al.* 1996. A 7-year record of above-ground net primary production in a southeastern Mexican mangrove forest. *Aquatic Botany* **55**: 39-60.

De Jong, B.H.J., M.A. Cairns, P.K. Haggerty, N. Ramírez-Marcial, S. Ochoa-Gaona *et al.* 1999. Land-use change and carbon flux between 1970s and 1990s in central highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management* **23**: 373-385.

De Jong, B.H.J., S. Ochoa-Gaona, M.A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial, M.A. Cairns *et al.* 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* **29**: 504-511.

Deuser, W., E.H. Ross y R.F. Anderson. 1981. Seasonality in the supply of sediment to the deep Sargasso Sea and implications for the rapid transfer of matter to the deep ocean. *Deep-Sea Research* **28A**: 495-505.

Escobar, E., M. López García, L.A. Soto y M. Signoret. 1997. Density and biomass of the meiofauna of the upper continental slope in two regions of the Gulf of Mexico. *Ciencias Marinas* **23**: 463-489.

Escobar, E., y L.A. Soto. 1997. Continental shelf benthic biomass in the western Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research* **17**: 585-604.

Escobar, E., M. Signoret y D. Hernández. 1999. Variation of the macrobenthic infaunal density in a bathymetric gradient: Western Gulf of Mexico. *Ciencias Marinas* **25**: 193-212.

Estrada-Berg, J.W. y C.A. Ortiz-Solorio. 1982. Plano de erosión hídrica del suelo en México. *Geografía Agrícola* **3**: 23-27.

Etchevers, J.D., C. Prat, C. Balbontín, M. Bravo y M. Martínez. 2006. Influence of land use on carbon sequestration and erosion in Mexico, a review. *Agronomy for Sustainable Development* **26**: 21-28.

Evans, J., y R. Geerken. 2004. Discrimination between climate and human-induced dryland degradation. *Journal of Arid Environments* **57**: 535-554.

Falcón, L.I., E. Escobar-Briones y E. Romero. 2002. Nitrogen fixation patterns displayed by cyanobacterial consortia in Alchichica crater-lake, Mexico. *Hydrobiologia* **467**: 71-78.

Falcón, L.I., R. Cerritos, L. Eguiarte, V. Souza. 2007. Nitrogen fixation in microbial mat and stromatolite communities from Cuatro Ciénegas, Mexico. *Microbial Ecology* **54**: 363-373.

FAO. 1979. *Metodología provisional para la evaluación de la degradación de los suelos.* Roma.

Feldman, R.A., T.M. Shank, M.B. Black, A.R. Baco, C.R. Smith *et al.* 1998. Vestimentiferan on a whale fall. *The Biological Bulletin* **194**: 116-119.

Félix-Pico, E.F., O.E. Holguín-Quiñones, A. Hernández-Herrera, F. Flores-Verdugo. 2006. Mangrove primary production at El Conchalito Estuary in La Paz Bay (Baja California Sur, Mexico). *Ciencias Marinas* **32**: 53-63.

Flores-Verdugo, F.J., F. González-Farías, O. Ramírez-Flores, F. Amezcua-Linares, A. Yáñez-Arancibia *et al.* 1990. Mangrove ecology, aquatic primary productivity, and fish community dynamics in the Teacapán-Agua Brava lagoon-estuarine system (Mexican Pacific). *Estuaries* **13**: 219-230.

Franklin, K.A., K. Lyons, P.L. Nagler, D. Lampkin, E.P. Glenn *et al.* 2006. Buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) land conversion and productivity in the plains of Sonora, Mexico. *Biological Conservation* **127**: 62-71.

Ganeshram, R.S., y T.F. Pedersen. 1998. Glacial-interglacial variability in upwelling and bioproductivity off NW Mexico: Implications for Quaternary paleoclimate. *Paleoceanography* **13**: 634-645.

García, R., A. Gómez, J. López, J. Vargas y W.R. Horwath. 2004. Tree growth and $\delta^{13}C$ among populations of *Pinus greggii* Engelm. at two contrasting sites in central Mexico. *Forest Ecology and Management* **198**: 237-247.

García-Oliva, F., J.M. Maass y L. Galicia. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the Pacific coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology* **34**: 2491-2498.

García-Oliva, F., B. Sveshtarova y M. Oliva. 2003. Seasonal effects on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 179-188.

García-Villalobos, F.J., y E. Escobar-Briones. 2007. Distribución espacial del carbono orgánico total en el sedimento superficial de la planicie abisal del Golfo de México, en B. Hernández de la Torre y G. Gaxiola-Castro (eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México.* Instituto Nacional de Ecología, Semarnat-Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México, pp. 117-128.

Gebremichael, M., y A.P. Barros. 2006. Evaluation of MODIS gross primary productivity (GPP) in tropical monsoon regions. *Remote Sensing of Environment* **100**: 150-166.

Geissen, V., y G. Morales-Guzmán. 2006. Fertility of tropical soils under different land use systems: A case study of soils in Tabasco, Mexico. *Applied Soil Ecology* **31**: 169-178.

González-Ocampo, M. 2005. *Composición y caracterización isotópica δ¹³C de partículas de carbono orgánico en estratos batimétricos de aguas oceánicas del suroeste del Golfo de México*. Tesis de maestría, UNAM, México.

González-Ocampo, M., E. Escobar-Briones y P. Morales-Puente. 2007. Composición y caracterización isotópica δ¹³C de carbono orgánico particulado en aguas oceánicas del suroeste del Golfo de México, en B. Hernández de la Torre y G. Gaxiola-Castro (eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. Instituto Nacional de Ecología, Semarnat-Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México, pp. 75-100.

Gruber, N., y J.L. Sarmiento. 1997. Global patterns of marine nitrogen fixation and denitrification. *Global Biogeochemical Cycles* **11**:235-266.

Guevara, R., e I. Romero. 2004. Spatial and temporal abundance of mycelial mats in the soil of a tropical rain forest in Mexico and their effects on the concentration of mineral nutrients in soils and fine roots. *New Phytologist* **163**:361-370.

Harlan, J.A., S.E. Swearer, R.R. Leben y C.A. Fox. 2002. Surface circulation in a Caribbean island wake. *Continental Shelf Research* **22**:417-343.

Harmon, M.E., D.F. Whigham, J. Sexton e I. Olmsted. 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forests of the northeastern Yucatán Peninsula, Mexico. *Biotropica* **27**:305-316.

Hastings, S.J., W.C. Oechel y A. Muhlia-Melo. 2005. Diurnal, seasonal, and annual variation in the net ecosystem CO_2 exchange of a desert shrub community (Sarcocaulescent) in Baja California, Mexico. *Global Change Biology* **11**: 927-939.

Heredia, G. 1993. Mycoflora associated with green leaves and leaf litter of *Quercus germana*, *Quercus sartorii* and *Liquidambar styraciflua* in a Mexican cloud forest. *Cyptogamie: Micologie* **14**:171-183.

Hernández de la Torre, B., y G. Gaxiola Castro (comps.). 2007. *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. Instituto Nacional de Ecología, Semarnat-Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México.

Hose, L.D., y J.A. Pisarowicz. 1999. Cueva de Villa Luz, Tabasco, Mexico: Reconnaissance study of an active sulfur spring cave and ecosystem. *Journal of Cave and Karst Studies* **61**:13-21.

Hughes, R.F., J.B. Kauffman y V.J. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology* **80**:1892-1907.

Hughes, R.F., J.B. Kauffman y V.J. Jaramillo. 2000. Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications* **10**: 515-527.

IMaRS. Institute for Marine Remote Sensing-Daily-Sea Surface Temperature, en <*http://imars.usf.edu/sst/index.html*> (consultado en marzo de 2008).

INEGI. 2004. *Informe nacional sobre perfiles del suelo versión 1.2.* Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.

IRI/LDEO. *Climate data library. UNAM gridded monthly precipitation data.* Disponible en <*http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.UNAM/.gridded/.monthly/.pcp*>.

Jaramillo, V.J., J.B. Kauffman, L. Rentería-Rodríguez, D.L. Cummings y L.E. Ellingson. 2003a. Biomass, C, and N pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* **6**:609-629.

Jaramillo, V.J., R. Ahedo-Hernández y J.B. Kauffman. 2003b. Root biomass and carbon in a tropical evergreen region of Mexico: Changes with secondary succession and forest conversion to pasture. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 457-464.

Jeffrey, A., R.C. Pflaum, J.M. Brooks y W.M. Sackett. 1983. Vertical trends in particulate organic carbon $^{13}C:^{12}C$ ratios in the upper water column. *Deep-Sea Research. Part A. Oceanographic Research Papers* **30**:971-983.

Jones, G.P., S. Planes y S.R. Thorrold. 2005. Coral reef fish larvae settle close to home. *Current Biology* **15**:1314-1318.

Kauffman, J.B., M.D. Steele, D.L. Cummings y V.J. Jaramillo. 2003. Biomass dynamics associated with deforestation, fire, and conversion to cattle pasture in a Mexican tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* **176**:1-12.

Kellman, M., y B. Delfosse. 1993. Effect of the red land crab (*Gecarcinus lateralis*) on leaf litter in a tropical dry forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **9**:55-65.

Kovacs, J.M., F. Flores-Verdugo, J.F. Wang y L.P. Aspden. 2004. Estimating leaf area index of a degraded mangrove forest using high spatial resolution satellite data. *Aquatic Botany* **80**:13-22.

Kovacs, J.M., J.F. Wang y F. Flores-Verdugo. 2005. Mapping mangrove leaf area index at the species level using IKONOS and LAI-2000 sensors for the Agua Brava Lagoon, Mexican Pacific. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **62**:377-384.

Kummerow, J., J. Castellanos, J.M. Maass y A. Larigauderie. 1990. Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Plant Ecology* **90**:73-80.

Lara-Lara, J.R., J. García-Pámanes y C. Bazán-Guzmán. 2007. Flujo vertical de materia orgánica particulada en la región central del Golfo de California, en B. Hernández de la Torre y G. Gaxiola-Castro (eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México.* Instituto Nacional de Ecología, Semarnat-Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México, pp. 383-395.

Lawrence, D., y F. Foster. 2002. Changes in biomass, litter dynamics and soils following shifting cultivation in southern Mexico: An overview. *Interciencia* **27**:400-408.

Lawrence, D. 2005. Regional-scale variation in litter production and seasonality in tropical dry forest of southern Mexico. *Biotropica* **37**:561-570.

Leipper, D., y D. Volgenau. 1972. Hurricane heat potential of the Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography* **2**:218-224.

Lewis, W.M. 2002. Causes for the high frequency of nitrogen limitation in tropical lakes. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **28**:210-213.

Ley, C.K. 2003. *Variación de la concentración de clorofila (a) en aguas oceánicas y de sedimento del mar profundo del Golfo de México.* Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Lind, O.T., R. Doyle, D.S. Vodopich, B.G. Trotter, J.G. Limón *et al.* 1992. Clay turbidity: Regulation of phytoplankton production in a large nutrient-rich tropical lake. *Limnology and Oceanography* **37**:549-565.

Lira, J., y E. García. 2003. Characterization of vegetation in the south of Mexico by means of a canonical expansion. *International Journal of Remote Sensing* **24**:1083-1093.

Lluch-Cota, D.B., W.S. Wooster y S.R. Hare. 2001. Sea surface temperature variability in coastal areas of the northeastern Pacific related to the El Niño-Southern Oscillation and the Pacific Decadal Oscillation. *Geophysical Research Letters* **28**:2029-2032.

Lyon, J.G., D. Yuan, R.S. Lunetta y C.D. Elvidge. 1998. A change detection experiment using vegetation indices. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* **64**:143-150.

Maass, J.M., J.M. Vose, W.T. Swank y A. Martínez-Yrízar. 1995. Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management* **74**:171-180.

Maass, J.M., V.J. Jaramillo, A. Martínez-Yrízar, F. García-Oliva, A. Pérez-Jiménez *et al.* 2002a. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco, en F.A. Noguera, J.H. Vega Rivera, A.N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds.), *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, pp. 525-542.

Maass, J.M., A. Martínez-Yrízar, C. Patiño y J. Sarukhán. 2002b. Distribution and annual net accumulation of above-ground dead phytomass and its influence on throughfall quality in a Mexican tropical deciduous forest ecosystem. *Journal of Tropical Ecology* **18**:821-834.

MacDonald, I.R., G. Bohrmann, E. Escobar, F. Abegg, P. Blanchon *et al.* 2004. Asphalt volcanism and chemosynthetic life in the Campeche Knolls, Gulf of Mexico. *Science* **304**:999-1002.

Magaña, V. (ed.). 1999. *Los impactos del Niño en México.* UNAM-InterAmerican Institute for the Global Change Research-Secretaría de Gobernación-Secretaría de Educación Pública-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.

Manickchand-Heileman, S., L.A. Soto y E. Escobar. 1998. A preliminary trophic model of the continental shelf, southwestern Gulf of Mexico. *Estuarine and Coastal Shelf Science* **46**:885-899.

Martínez-Sánchez, J.L. 2001. Leaf litterfall composition in a tropical rain forest in Mexico. *Geo-Eco-Trop* **25**:29-44.

Martínez-Yrízar, A. 1984. *Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales.* Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Martínez-Yrízar, A., y J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* **6**:433-444.

Martínez-Yrízar, A., J. Sarukhán, A. Pérez-Jiménez, E. Rincón, J.M. Maass *et al.* 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **8**:87-96.

Martínez-Yrízar, A., J.M. Maass, A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **12**:169-175.

Martínez-Yrízar, A., S. Núñez, H. Miranda y A. Búrquez. 1999. Temporal and spatial variation of litter production in Sonoran Desert communities. *Plant Ecology* **145**:37-48.

Márquez García, E. 2003. *Cartografía y análisis climatológico de la temperatura de la superficie del mar en el Golfo de California (1996-2001).* Tesis de licenciatura, UNAM, México.

Maya, Y., y L. Arriaga. 1996. Litterfall and phenological patterns of the dominant overstorey species of a desert scrub community in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments* **34**:23-35.

Mendoza-Vega, J., E. Karltun y M. Olsson. 2003. Estimations of amounts of soil organic carbon and fine root carbon in land use and land cover classes, and soil types of Chiapas highlands, Mexico. *Forest Ecology and Management* **177**:191-206.

Mora, F., y L.R. Iverson. 1998. On the sources of vegetation activity variation, and their relation with water balance in Mexico. *International Journal of Remote Sensing* **19**:1843-1871.

Morgan, R.P.C. 1979. *Soil erosion.* Longman, Nueva York.

Muhlia, A., y M. García. 2007. *Mapas de irradiación solar total, promedios diarios, mensuales y estacionales, calculada a partir de datos solarimétricos de la República mexicana.* Zacatecas, México.

Müller-Karger, F.E., J.J. Walsh, R.H. Evans y M.B. Meyers. 1991. On the seasonal phytoplankton concentration and sea surface temperature cycles of the Gulf of Mexico as determined by satellites. *Journal of Geophysical Research* **96**:12645-12665.

Nagler, P.L., E.P. Glenn y A.R. Huete. 2001. Assessment of spectral vegetation indices for riparian vegetation in the Colorado River Delta, Mexico. *Journal of Arid Environments* **49**:91-110.

Nagler, P.L., E.P. Glenn, T.L. Thompson y A.R. Huete. 2004. Leaf area index and normalized difference vegetation index as predictors of canopy characteristics and light interception by riparian species on the lower Colorado River. *Agricultural and Forest Meteorology* **125**:1-17.

Návar, J., E. Méndez y V. Dale. 2002. Estimating stand biomass in the Tamaulipan thornscrub of northeastern Mexico. *Annals of Forest Science* **58**: 813-821.

Nelson, D.C., C.O. Wirsen y H.W. Jannasch. 1989. Characterization of large, autotrophic *Beggiatoa* spp. abundant at hydrothermal vents of the Guaymas basin. *Applied Environmental Microbiology* **55**: 2909-2917.

NOAA. Current Operational 50 km Nighttime SST Charts for the year 2008, en <*www.osdpd.noaa.gov/PSB/EPS/SST/sst_50km.html*> (consultado en mayo de 2008).

Núñez, S., A. Martínez-Yrízar, A. Búrquez y F. García-Oliva. 2001. Carbon mineralization in the southern Sonoran Desert. *Acta Oecologica* **22**: 269-276.

Oliva, M.G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y M.R. Sánchez. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* **466**: 299-306.

Ortiz, J.D., S.B. O'Connell, J. DelViscio, W. Dean, J.D. Carriquiry *et al.* 2004. Enhanced marine productivity off western North America during warm climate intervals of the past 52 k.y. *Geology* **32**: 521-524.

Paruelo, J.M., G. Piñeiro, C. Oyonarte, D. Alcaraz, J. Cabello *et al.* 2005. Temporal and spatial patterns of ecosystem functioning in protected arid areas in southeastern Spain. *Applied Vegetation Science* **8**: 93-102.

Pavón, N.P., O. Briones y J. Flores-Rivas. 2005. Litterfall and nitrogen content in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments* **60**: 1-13.

Paytan, A., M. Kastner y F.S. Chávez. 1996. Glacial to interglacial fluctuations in productivity in the equatorial Pacific as indicated by marine barite. *Science* **274**: 1355-1357.

Pettorelli, N., J.O. Vik, A. Mysterud, J.M. Gaillard, C.J. Tucker *et al.* 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 503-510.

Pineda, J. 1994. Internal tidal bores in the nearshore: Warm-water fronts, seaward gravity currents and the onshore transport of neustonic larvae. *Journal of Marine Research* **52**: 427-458.

Pineda, J. 1999. Circulation and larval distribution in internal tidal bore warm fronts. *Limnology and Oceanography* **44**: 1400-1414.

Pineda, J. 2000. Linking larval settlement to larval transport: Assumptions, potentials, and pitfalls. *Oceanography of the Eastern Pacific* **1**: 84-105.

Pineda, J., y M. López. 2002. Temperature, stratification and barnacle larval settlement in two Californian sites. *Continental Shelf Research* **22**: 1183-1198.

Pineda, J., V.R. Starczak y T. Stueckle. 2006. Timing of successful settlement: Demonstration of a recruitment window in the barnacle *Semibalanus balanoides*. *Marine Ecology Progress Series* **320**: 233-237.

Ramos-Higuera, E., J. Alcocer, E. Ortega-Mayagoitia y A. Camacho. 2008. Nitrógeno: elemento limitante para el crecimiento fitoplanctónico en un lago oligotrófico tropical. *Hidrobiológica* **18**: 193-201.

Rasmussen, M.S. 1998a. Developing simple, operational, consistent NDVI-vegetation models by applying environmental and climatic information: Part I. Assessment of net primary production. *International Journal of Remote Sensing* **19**: 97-117.

Rasmussen, M.S. 1998b. Developing simple, operational, consistent NDVI-vegetation models by applying environmental and climatic information: Part II. Crop yield assessment. *International Journal of Remote Sensing* **19**: 119-139.

Reyes-Reyes, B.G., E. Zamora-Villafranco, M.L. Reyes-Reyes, J.T. Frías-Hernández, V. Olalde-Portugal *et al.* 2003. Decomposition of leaves of huisache (*Acacia tortuoso*) and mesquite (*Prosopis* spp.) in soil of the central highlands of Mexico. *Plant and Soil* **256**: 359-370.

Ricker, M., y R. del Río. 2004. Projecting diameter growth in tropical trees: A new modeling approach. *Forest Science* **50**: 213-224.

Ruiz-Luna, A., y C.A. Berlanga-Robles. 1999. Modification in coverage patterns and land use around the Huizache-Caimanero lagoon system, Sinaloa, Mexico: A multi-temporal analysis using LANDSAT images. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **49**: 37-44.

Rusch, D.B., A.L. Halpern, G. Sutton, K. Heidelberg, S. Williamson *et al.* 2007. The Sorcerer II Global Ocean Sampling Expedition: I. Northwest Atlantic through eastern tropical Pacific. *PloS Biology* **5**: e77 doi:10.1371/journal.pbio.0050077.

Sader, S.A., T. Sever, J.C. Smoot y M. Richards. 1994. Forest change estimates for the Northern Peten region of Guatemala, 1986-1990. *Human Ecology* **22**: 317-332.

Salinas-Zavala, C.A., A.V. Douglas y H.F. Díaz. 2002. Interannual variability of NDVI in northwest Mexico. Associated climatic mechanisms and ecological implications. *Remote Sensing Environment* **82**: 417-430.

Sánchez, A., y J. Carriquiry. 2007. Flujos de carbono orgánico sedimentario a lo largo del margen continental del Pacífico nororiental mexicano durante los últimos 50 000 años, en B. Hernández de la Torre y G. Gaxiola-Castro (eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México.* Instituto Nacional de Ecología, Semarnat-Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México, pp. 427-436.

Sánchez, G., y J. Álvarez-Sánchez. 1995. Litterfall in primary and secondary tropical forests of Mexico. *Tropical Ecology* **36**: 191-201.

Silverberg, N., F. Aguirre-Bahena, M.Y. Cortés-Martínez y F.J. Urcádiz-Cázares. 2007. Flujos verticales de carbono orgánico e inorgánico particulado en Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz y comparación con otros ambientes en el norte de México, en B. Hernández de la Torre y G. Gaxiola-Castro (eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México.*

Instituto Nacional de Ecología, Semarnat-Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México, pp. 411-425.

Sluyter, A. 1997. Regional, Holocene records of the human dimension of global change: Sea-level and land-use change in prehistoric Mexico. *Global and Planetary Change* **14**: 27-146.

Soto-Mardones, L., S.G. Marinote y A. Parés-Sierra. 1999. Variabilidad espaciotemporal de la temperatura superficial del mar en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* **25**: 1-30.

Tapia, F., J. Pineda, J. Ocampo-Torres, H. Fuchs, E. Parnell *et al.* 2004. High-frequency observations of wind-forced onshore transport at a coastal site in Baja California. *Continental Shelf Research* **24**: 1573-1585.

Tapia, F., y J. Pineda. 2007. Stage-specific distribution of barnacle larvae in nearshore waters: Potential for limited dispersal and high mortality rates. *Marine Ecology Progress Series* **342**: 177-190.

Teske, A., K. Hinrichs, U. Edgcomb, A.V. de Vera Gómez, D. Kysela *et al.* 2002. Microbial diversity of hydrothermal sediments in the Guaymas basin: Evidence for anaerobic methanotrophic communities. *Applied and Environmental Microbiology* **68**: 1994-2007.

Therrell, M.D., D.W. Stahle, M.K. Cleaveland y J.D.A.N. Villanueva-Díaz. 2002. Warm season tree growth and precipitation over Mexico. *Journal of Geophysical Research* **107**: 4205, doi:10.1029/2001JD000851.

Thunell, R.C., y A.B. Kepple. 2004. Glacial-Holocene $\delta^{15}N$ record from the Gulf of Tehuantepec, Mexico: Implications for denitrification in the eastern equatorial Pacific and changes in atmospheric N_2O. *Global Biogeochemical Cycles* **18**: GB1001, doi:10.1029/2002GB002028.

Tovilla-Hernández, C., y G. de la Lanza-Espino. 1999. Ecología, producción y aprovechamiento del mangle *Conocarpus erectus* L., en Barra de Tecoanapa, Guerrero, México. *Biotropica* **31**: 121-134.

Whigham, D.F., P. Zugasty Towle, E.F. Cabrera Cano, J. O'Neill y E. Ley. 1990. The effect of variation in precipitation on basal area growth and litter production in a tropical dry forest in Mexico. *Tropical Ecology* **31**: 23-34.

Williams-Linera, G., y J. Tolome. 1996. Litterfall, temperate, and tropical dominant trees, and climate in a Mexican lower montane forest. *Biotropica* **28**: 649-656.

Williams-Linera, G., M.S. Devall y C. Álvarez-Aquino. 2000. A relict population of *Fagus grandifolia* var. *mexicana* at the Acatlán Volcano, Mexico: Structure, litterfall, phenology and dendroecology. *Journal of Biogeography* **27**: 1297-1309.

Wischmeier, W.H., y D.D. Smith. 1958. Rainfall energy and its relationship to soil loss. *Transactions of the American Geophysical Union* **39**: 285-291.

Xuluc-Tolosa, F.J., H.F.M. Vester, N. Ramírez-Marcial, J. Castellanos-Albores y D. Lawrence. 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. *Forest Ecology and Management* **174**: 401-412.

Zavala-Hidalgo, J., S.L. Morey y J.J. O'Brien. 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model, *Journal of Geophysical Research* **108**: 3389, doi:10.1029/2003JC001879.



Segunda parte

El conocimiento acerca de las especies



7 Desarrollo y situación del conocimiento de las especies

AUTORES RESPONSABLES: Jorge Llorente-Bousquets • Layla Michán Aguirre
COAUTORES: Jorge González González • Victoria Sosa Ortega
REVISORES: David Espinosa Organista • Ana Hoffman† • José Ramírez Pulido

Contenido

Llorente-Bousquets, J., L. Michán *et al.* 2008. Desarrollo y situación del conocimiento de las especies, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 193-214.

Resumen

Se describe de manera sucinta el desarrollo histórico del conocimiento de la diversidad de especies en México —principalmente de la sistemática— enfocado a la institucionalización, entendida esta como la creación de organizaciones o instancias donde se practica, promueve, fomenta y difunde el conocimiento científico.

Se abordan los antecedentes sobre los estudios de descripción, clasificación y nomenclatura de las especies en la época prehispánica; se relatan los eventos, personajes, enfoques, instituciones, expediciones y trabajos más importantes relacionados con la taxonomía durante la Colonia y el México independiente que propiciaron el inicio de la profesionalización de esa ciencia.

Se analiza el estado del conocimiento sobre la sistemática en México desde principios del siglo XX y se detallan las tres etapas en que se ha dividido: *1*] de 1900 a 1930; *2*] de 1930 a 1980, y *3*] de 1980 a la actualidad. Para estos periodos se presentan análisis cuantitativos, cualitativos y se discute sobre: *1*] la fundación de instituciones de investigación y enseñanza y las sociedades científicas; *2*] los especialistas y los estudiantes; *3*] la formación de colecciones bióticas de naturaleza científica, y *4*] la publicación de revistas y libros especializados.

Con base en los resultados se expresan los principales problemas y retos de la práctica taxonómica en México y se sugieren algunas perspectivas para el futuro.

7.1 Introducción

En este capítulo se describe de manera sucinta el desarrollo histórico del conocimiento de la diversidad de especies en México, enfocado a la institucionalización, entendida esta como la creación de organizaciones o instancias donde se practica, promueve, fomenta y difunde el conocimiento científico, se analiza el estado del conocimiento sobre taxonomía en México en la actualidad y se expresan algunas perspectivas para el futuro.

7.1.1 La época prehispánica

La curiosidad natural del ser humano que habitó en las diferentes regiones del planeta dio lugar a distintas cosmovisiones y formas de conocimiento empírico. La necesidad de intercambiar conocimientos por medio del lenguaje propició la denominación, la descripción y la clasificación de los organismos; éstas fueron algunas de las primeras prácticas que el hombre realizó para comunicar ideas acerca del mundo vivo (De Gortari 1980; Flores 1982). Los conocimientos de los pueblos prehispánicos sobre los seres vivos fueron el resultado de innumerables observaciones acuciosas y pruebas empíricas que se registraban y transmitían de generación en generación. Aprovecharon las especies útiles y segregaron las nocivas, desarrollaron la agricultura y la domesticación. Nombraron, clasificaron e ilustraron numerosas plantas y animales desconocidos para otras culturas. En general, sus conocimientos botánicos superaban a los zoológicos (Berlin *et al.* 1974; Berlin 1992; Gómez-Pompa 1993).

Los conocimientos indígenas permanecen en el material lingüístico, etnográfico, folclórico y en las tradiciones de las distintas etnias; se registran las producciones artísticas, en los escasos códices, epistolarios, historias, relaciones y libros rescatados. Sin embargo, estas fuentes han sido insuficientemente abordadas con un enfoque biológico (Barrera 1979, 1994; Barrera y Hoffman 1981; Hoffmann *et al.* 1993).

El reconocimiento de la biodiversidad del territorio mexicano por los conquistadores comenzó en 1517, con las primeras exploraciones geográficas en las que se establecieron límites y se describieron *grosso modo* el contorno, la hidrografía, la orografía, las islas y las distancias entre las poblaciones novohispanas; se construyeron los puertos principales, se hicieron las primeras cartas geográficas y varias divisiones territoriales; vale la pena remarcar que el conocimiento indígena adquirido previamente fue fundamental para ello. A estas exploraciones seguirían otras con propósitos similares; entre las principales destaca la primera expedición a la Nueva España, realizada entre 1570 y 1577 por mandato de Felipe II y dirigida por Francisco Hernández (1517-1587), durante la cual se recolectaron plantas y animales aborígenes que dieron lugar a la descripción de cerca de 1 200 especies (Somolinos 1971; Trabulse 1983).

España dirigió, difundió e impuso los paradigmas científicos en su colonia durante los siglos XVI y XVII, pero con una contribución escasa al conocimiento de las ciencias naturales europeas. No faltaron hombres cultos en la Nueva España, sobre todo aquellos vinculados con la enseñanza, que se mantuvieron informados del desarro-

llo de la historia natural europea e hicieron contribuciones importantes sobre la región, como los trabajos de Joseph de Acosta (1540-1600) y de Carlos de Sigüenza y Góngora (1645-1700). También se fundaron varios colegios y la Real y Pontificia Universidad en la Nueva España (1551), pero no parece que en ellos se haya enseñado o realizado trabajos de historia natural, y la docencia seguía apegada a las concepciones aristotélicas y galénicas. Después de estos trabajos no se ha encontrado algo significativo sobre el estudio de la historia natural en México, dado que hasta principios del siglo XVIII hubo un largo periodo de estancamiento (Beltrán 1951a, 1977; Ortega *et al.* 1996).

7.1.2 Los siglos XVIII y XIX

No fue sino hasta el siglo XVIII cuando en las colonias españolas surgieron brotes de creación científica propia (Hoffmann *et al.* 1993; Aréchiga y Beyer 1999; Papavero y Llorente 2005). Cronistas, viajeros y religiosos habían llevado productos naturales y sus descripciones a Europa durante más de 250 años. La necesidad de intercambio y comercio obligó a un mayor y mejor conocimiento de las producciones novohispanas.

La influencia de la Ilustración en América aumentó el ritmo y la cantidad de estudios científicos y constituyó el comienzo de una nueva era en la organización social, política y económica, caracterizada por el auge de las inquietudes culturales y científicas (De Gortari 1980; Trabulse 1989). Se produjo un cambio notable en el modo de considerar las costumbres y los usos de los indígenas, se integraron los conocimientos prehispánicos y españoles mediante el intercambio cultural y se aplicaron principalmente al estudio de las plantas con una finalidad económica y terapéutica.

Los europeos se dieron a la tarea de describir los seres vivos de México, en comparación con las especies conocidas en Europa; para esto básicamente utilizaron las obras de Plinio y Dioscórides, quienes agrupaban a los organismos esencialmente por su morfología externa y utilidad. En este periodo resaltaron las contribuciones de Francisco Javier Clavijero (1731-1787) y José Antonio Alzate y Ramírez (1733-1799), entre otros. Poco después vino la disputa entre la adopción de los dos sistemas de clasificación biológica dominantes en Europa, encabezados por el francés Tournefort y el sueco Linneo (Moreno 1989a; Saladino 1990, 1998).

Durante la segunda mitad del siglo XVIII tuvieron lugar las tres expediciones botánicas que la metrópoli española envió a sus colonias americanas: la de Perú en 1778 (Ruiz y Pavón), la de Nueva Granada (Colombia) en 1783 (Mutis) y la de Nueva España en 1787 (Sessé y Mociño) (Beltrán 1967; Papavero y Llorente 2005).

Cabe resaltar la Real Expedición a la Nueva España, la última que se realizó y que tuvo como finalidad conocer el territorio y sus riquezas naturales y humanas; fue dirigida por el español Martín de Sessé y Lacasta (1751-1808) y el novohispano José Mariano Mociño (1757-1820); participaron en ella el naturalista José Longinos Martínez (?-1803), el boticario Juan del Castillo (1744-1793), Vicente Cervantes (1755-1829) y dos pintores notables: Atanasio Echeverría (1766-1811) y Juan Cerdá (Lozoya 1984; Moreno 1988).

En 1788, también por orden del rey Carlos III, se instauró en la Real y Pontificia Universidad de México la Primera Cátedra de Botánica, desde donde se difundieron las ideas de Linneo y Buffon (Moreno 1988) y se iniciaron los estudios formales de clasificación botánica en nuestro país. Además, se proyectó un Gabinete de Historia Natural a cargo de José Longinos Martínez, quien introdujo la taxonomía de Tournefort en la Nueva España y la enseñó a la par del sistema linneano (Aceves 1985; Moreno 1989b). En el Jardín Botánico establecido en el palacio virreinal se trabajó activamente; Vicente Cervantes (?-1829) impartió ahí la cátedra de botánica, y en varias ocasiones lo suplió su hijo Julián, el autor de las *Tablas Botánicas* (1825), considerado el primer texto mexicano sobre la materia (Beltrán 1951a; Moreno 1986).

En la sociedad novohispana de finales del siglo XVIII, el desarrollo de la ciencia (incluida la biología) se logró gracias al impulso de la minería, las obras públicas, la salud, la cultura y la educación. Se promovió el conocimiento del territorio, de las riquezas naturales y de los habitantes, se renovaron los planes de estudio superiores, y se fundaron la Real Escuela de Cirugía (1768), la Academia de las Nobles Artes de San Carlos (1785), los ya mencionados Jardín y Cátedra de Botánica (1788) y el Real Seminario de Minería (1792) (De Gortari 1980; Moreno 1988), lo que condujo a un auge cultural novohispano sin paralelo en todo el continente americano (Trabulse 1999; Aceves 1993).

La base importante del trabajo científico durante la Colonia se desarrolló en disciplinas como la botánica, la zoología y la mineralogía; se efectuaron trabajos cartográficos, observaciones astronómicas y expediciones de reconocimiento; se reunieron colecciones botánicas, zoológicas y mineralógicas; se realizaron clasificaciones, descripciones e ilustraciones de flora y fauna, así como estu-

dios médicos (Beltrán 1967). Esto conformó lo que serían los primeros acercamientos a la historia natural con una visión propia (De Gortari 1980; Gómez-Pompa *et al.* 1991; Saldaña 1992).

En esta época terminó la primera fase de autoformación de la ciencia mexicana, que se caracterizó porque algunos individuos practicaron y difundieron el conocimiento científico y se ocuparon de problemas internos como las plagas y las enfermedades. Entonces comenzó una nueva forma de hacer ciencia en nuestro país, con el surgimiento de las instituciones científicas fundadas a finales del siglo XVIII (universidades y colegios), el establecimiento de bibliotecas privadas, la importación de libros y periódicos científicos, la organización de tertulias y sociedades de amigos —en las que influyeron los paradigmas de la ciencia moderna— y la existencia de numerosos instrumentos, publicaciones, investigaciones polémicas e iniciativas científicas locales (Saldaña 1992). Este periodo de apogeo científico en la Nueva España fue reconocido como el más importante en toda América (Humboldt 1822) y duró hasta el inicio de la guerra de Independencia (Trabulse 1985a, 1999; Aceves 1993).

Durante la primera mitad del siglo XIX hubo gran cantidad de proyectos extranjeros (particulares e institucionales) y nacionales, que organizaron expediciones o exploraciones en México con el propósito de reconocer y recolectar organismos y hacer estudios de historia natural. En muchos casos la finalidad de estos viajes era también estratégica, política y sobre todo económica, pues iba dirigida a la explotación de recursos naturales. Los especímenes recolectados se dispersaron en distintas colecciones y las publicaciones realizadas sobre ellos por franceses, ingleses, alemanes y, finalmente, norteamericanos, se difundieron con amplitud (Beltrán 1951a; Barrera 1974).

El caso más destacado fue el viaje que hicieron entre 1803 y 1804 Alexander von Humboldt (1769-1859) y Aimé Bonpland (1773-1858), quienes realizaron exploraciones, recolectaron gran cantidad de especímenes y sistematizaron la información existente para producir importantes contribuciones astronómicas, geográficas, ecológicas, biogeográficas, estadísticas, demográficas, económicas y sociales sobre la Nueva España (Humboldt 1804, 1805; Trabulse 1999).

Tras la consumación de la Independencia en 1821, y hasta 1868, después de diez años de guerra, la cultura permaneció aislada de la influencia intelectual extranjera; la nación padecía un bloqueo económico y una situación anárquica creada por la explotación desmedida de campesinos, artesanos y trabajadores, lo cual generó un clima de desorganización y decadencia (Moreno 1994; Saladino 1996). La situación era tan contradictoria y confusa que se puede hablar de un periodo durante el cual las ciencias naturales no pudieron desarrollarse en México al ritmo que debían de haber tenido (De Gortari 1980).

Con la instauración de la República, las actividades de toda índole, incluso las intelectuales, resurgieron aunque con pobres recursos (Barrera 1955) y carentes de programas de desarrollo cultural, científico o tecnológico; no hubo una política decidida y visionaria de enviar investigadores a prepararse en los centros científicos europeos, como hacían otros países que aspiraban a industrializarse, como Estados Unidos y Japón. En el México independiente la base económica continuó siendo fundamentalmente la agricultura tradicional, mientras que los principios exaltados por la Revolución Industrial se manifestaron de forma tardía.

En esta época hubo estudios importantes realizados por extranjeros en el territorio mexicano. De 1820 a 1850 diversas dependencias y organizaciones inglesas de carácter científico y técnico auspiciaron expediciones a México para recolectar plantas y animales que enriquecieron notablemente las colecciones europeas, en especial las de los Jardines de Kew y el Museo Británico. Además, se puede mencionar a exploradores como Karwinski, Berlandier y los integrantes de la Comisión Científica Francesa que estuvo en nuestro país entre 1855 y 1856 (Beltrán 1977). Un estudio clásico, aunque breve, de la situación en esta época es el de Sartorius (1990).

Como resultado de las recolectas durante el siglo XIX se reunió un gran acervo sobre diversidad de taxones de México en distintas obras y colecciones dispersas en museos europeos; aún hay mucho por sistematizar y analizar desde el punto de vista histórico y científico (Iturriaga 1988-1992; Poblett y Delgado 1992; Iturriaga y García 1999; Papavero e Ibáñez 2001, 2003; Papavero y Llorente 2004, 2005).

Las escasas contribuciones mexicanas a las ciencias naturales de este periodo fueron el producto de un puñado de individuos talentosos, que por lo general trabajaron de forma relativamente aislada y que estuvieron dotados de una decidida voluntad que les permitió superar los obstáculos planteados por la inestabilidad de la época, los escasos instrumentos, la falta de una tradición y la discontinuidad que se produjo. Tales fueron los casos de Lucas Alamán, Mariano Bárcena, Julián Bonavit, Alfredo y Eugenio Dugès, Pablo de la Llave, Juan José Mar-

tínez de Lejarza, Nicolás León, Manuel Martínez Solórzano y Melchor Ocampo (Beltrán 1943b). Varios de estos nombres están unidos a la historia política y social de México.

Esta "ciencia nacional" naciente se dedicaba a problemas muy particulares; los naturalistas mexicanos se dedicaron sobre todo a describir los rasgos de su entorno y se limitaron a tratar solo algunos temas de interés local; simultáneamente, los naturalistas europeos producían grandes generalizaciones biológicas (teorías y métodos), además de inventarios muy completos. Esto ocasionó que la ciencia natural mexicana a menudo fuera desdeñada e ignorada en el extranjero, y desde ese entonces aumentó el rezago en el desarrollo científico que aún no se logra superar (Aréchiga 1993, 1994).

Este atraso científico durante el México independiente se acentuó al debilitarse el vínculo con España, y trató de contrarrestarse con la influencia francesa, que en esa época emergía como un modelo vanguardista de la ciencia europea. El espíritu científico de México se había formado lentamente con las lecturas de obras de los enciclopedistas franceses, lo cual se truncó durante el México independiente (Trabulse 1985b; Zamudio 1992).

Con la reestructuración de la República, en 1867, se desarrollaron procesos innovadores, se fortalecieron los organismos sociales y políticos, se promovieron las manifestaciones culturales y se inició la institucionalización científica nacional, es decir, se promovió la creación de organismos, organizaciones o instancias donde se practicaba el conocimiento biológico, como centros de investigación, sociedades, publicaciones y centros de colecciones. Tales fueron los casos de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, la revista *La Naturaleza*, la Academia de Ciencias y Literatura y la Sección de Medicina de la Comisión Científica, que con el tiempo se transformaría en la Academia Nacional de Medicina, organismo que editó la *Gaceta Médica de México* y tuvo gran influencia en el desarrollo de las ciencias médicas y naturales. Además, se establecieron el Museo Nacional, la Escuela de Agricultura y la Escuela Nacional Preparatoria (1869). También se instaló el Instituto Médico Nacional (1888), se inauguró el Museo Anatomo-Patológico (1895), el Instituto Bacteriológico y el Instituto de Higiene (De Gortari 1980; Trabulse 1984; Hoffmann *et al.* 1993; Pérez 2005).

En esta misma época el gobierno mexicano fomentó la realización de estudios y publicaciones científicas; varias instituciones de historia natural estuvieron apoyadas económicamente por dependencias como el Ministerio del Interior, la Secretaría de Relaciones Exteriores, la Secretaría de Guerra y la Secretaría de Fomento. Esta última destacó porque patrocinó gran cantidad de proyectos, entre los que estuvieron el Instituto Médico Nacional y la formación de comisiones (véase adelante); además organizó estudios e inventarios entre los que están los de Olaguíbel (1889), Sánchez (1893), Sessé y Mociño (1893, 1894) y León (1895), y apoyó la edición de revistas y libros. Este periodo también se caracterizó por el desarrollo de actividades científicas en varios estados de la República (Ledesma-Mateos 1990; Sánchez y Nomelí 1996). También promovió la realización y difusión de actividades científicas; en el campo de la historia natural destacó la formación de comisiones exploradoras y de reconocimiento, como la que funcionó entre 1827 y 1850, la Comisión Científica del Valle de México (1856), la Comisión del Itsmo de Tehuantepec (1879), la Comisión Mexicana de Límites con Guatemala (1877), la Comisión Geográfica Exploradora (1879), la Comisión Científica Mexicana (1883) y la Comisión Exploradora de la Flora y Fauna Nacionales (1907), que tenían como finalidad resolver problemas técnicos y científicos del país, como el establecimiento de límites, la construcción de canales y la realización de inventarios, exploración y explotación de recursos naturales; esta última tarea fue de gran importancia para el desarrollo de los estudios de historia natural, pues constituyó el primer intento del México republicano por cuantificar y describir su diversidad biológica de forma sistematizada. Aunque su interés principalmente fue aplicado (económico), su repercusión en la investigación sobre biodiversidad fue importante porque promovieron la formación de instituciones técnicas y de investigación, colecciones científicas, sociedades y publicaciones *ad hoc* como el Museo Nacional, el Museo de Tacubaya, la Sociedad Mexicana de Historia Natural y la revista *La Naturaleza*, por mencionar algunas (Smith 1942; Saldaña y Cuevas 1999). También se crearon plazas de trabajo para naturalistas y se fomentó la interacción con naturalistas extranjeros (Hoffmann *et al.* 1993; Gío-Argáez y Rivas 1993; Cuevas 2006).

En esta época se redescubrió la rica tradición prehispánica (Del Paso y Troncoso 1988) y renació el interés por estudiar la botánica y la zoología en diferentes regiones del país (Beltrán 1982), enfocadas principalmente en las propiedades farmacológicas de los productos naturales (Berlin *et al.* 1974; Barrera *et al.* 1977; Gómez-Pompa 1979, 1982).

Aunque estos fueron los primeros intentos de profesionalización de la historia natural (biología actual) en

México, porque se establecieron las estructuras básicas y el gobierno apoyó y fomentó su práctica, las características propias de nuestro proceso histórico, como han sido la falta de continuidad en los proyectos políticos, lo efímero de estas instituciones y los problemas políticos y económicos que trajo consigo la Revolución, eliminaron a la mayoría de ellas y produjeron una discontinuidad casi completa que solo se restauraría formalmente después del primer tercio del siglo XX (Azuela y Guevara 1998a, 1998b; Cuevas 2002, 2006; Guevara 2002; Michán y Llorente 2003).

Debemos destacar que entre 1879 y 1915 se publicó la obra de conjunto más importante hasta la fecha sobre diversidad de especies de México, resultado de la exploración biológica del territorio nacional y países centroamericanos, denominada *Biologia Centrali-Americana* y subtitulada *Contributions to the knowledge of the fauna and flora of Mexico and Central America.* Fue editada por Frederick DuCane Godman (1834-1919) y Osbert Salvin (1835-1898), y en ella participaron muchos de los autores más destacados del mundo en esa época. Ambos investigadores recolectaron flora y fauna del país y de América Central (Salvin 2000), con el objeto de conocer las especies existentes desde México hasta Panamá. Con base en sus registros e impresiones redactaron varios trabajos y coordinaron la edición de esta obra monumental de 63 volúmenes con más de 25 000 páginas y 1 677 láminas, de las que unas 900 son a color; incluye la descripción de cerca de 39 000 especies, la mitad de las cuales eran desconocidas para la ciencia y en su mayoría están ilustradas (Llorente *et al.* 1996), de manera que resulta una obra de consulta obligada para cualquier investigador que aborde el estudio natural de nuestra región; incluso, hasta la década de 1970, este trabajo siguió siendo una de las fuentes de información más importantes para investigar muchos grupos de organismos mexicanos, especialmente artrópodos, anfibios, reptiles, aves y mamíferos (Flores y Nieto 1994; León 1994; Navarro 1994; Llorente *et al.* 1996). Actualmente se puede consultar en su totalidad en línea en <*http://www.sil.si.edu/digitalcollections/bca/explore.cfm*>.

7.2 La época actual

Con base en el análisis de la producción y el proceso de institucionalización de la sistemática mexicana, se pueden reconocer tres etapas en la historia de los estudios de la diversidad de especies en México: *1*] de 1900 a 1930; *2*] de 1930 a 1980, y *3*] de 1980 a la actualidad, caracterizadas por el grado de desarrollo de las instituciones de investigación, fomento y enseñanza, los especialistas, las sociedades y las publicaciones científicas (Michán y Llorente 1999, 2002, 2003; Llorente y Michán 2000; Michán y Morrone 2002; Michán *et al.* 2005) (Fig. 7.1).

7.2.1 Primer periodo, de 1900 a 1930: declive y transición

Con el proceso revolucionario se produjo la declinación de las actividades científicas en México, se dispersaron los grupos de intelectuales, desaparecieron varias instituciones y fallecieron muchos de los hombres de la generación del XIX. El triunfo de la Revolución y de sus principios ideológicos tuvo como consecuencia el establecimiento de una nueva estructura social, política y económica, que con la inestabilidad de varios años daría lugar, a partir de la década de 1920, a la integración de un país con problemas, intereses y planes propios. No obstante, hubo un impulso a la ciencia, sobre todo por la gran influencia que tuvo el positivismo en México (Parra 1903; Herrera 1921; De Gortari 1957). En la figura 7.1 se aprecia qué instituciones y revistas del primer periodo del siglo XX no continuaron en la etapa posrevolucionaria, es decir, después de 1930.

Desde la perspectiva histórica e institucional, las tareas que realizaban los historiadores naturales, hasta finales del siglo XIX y principios del XX, no tuvieron relación con la practicada a partir de 1930 (Michán y Llorente 2003). La Revolución produjo una acusada discontinuidad (Guevara 2002; Pérez 2005), no perduraron los investigadores ni las instituciones ni las publicaciones (Beltrán 1952, 1953, 1969); aunque en algunos casos, incluso por cierta nostalgia, se repitieron algunos nombres de las viejas instituciones, esto no se reflejó en los formatos, tendencias o finalidades.

La influencia teórica durante la primera época se debió principalmente a Europa, en especial a países como Francia, Inglaterra y Alemania; de ahí procedían las ideas, el marco teórico, los libros y los exploradores principales, mientras que durante el siglo XX paulatinamente se expresó la influencia de Estados Unidos y se estableció nuestra dependencia intelectual y científica de ese país (Barrera 1964; Beltrán 1965).

Esta fase de discontinuidad institucional en México produjo una cantidad mínima de trabajos taxonómicos (cerca de 200) que seguían la tradición naturalista del siglo anterior; la mayoría de las contribuciones fueron

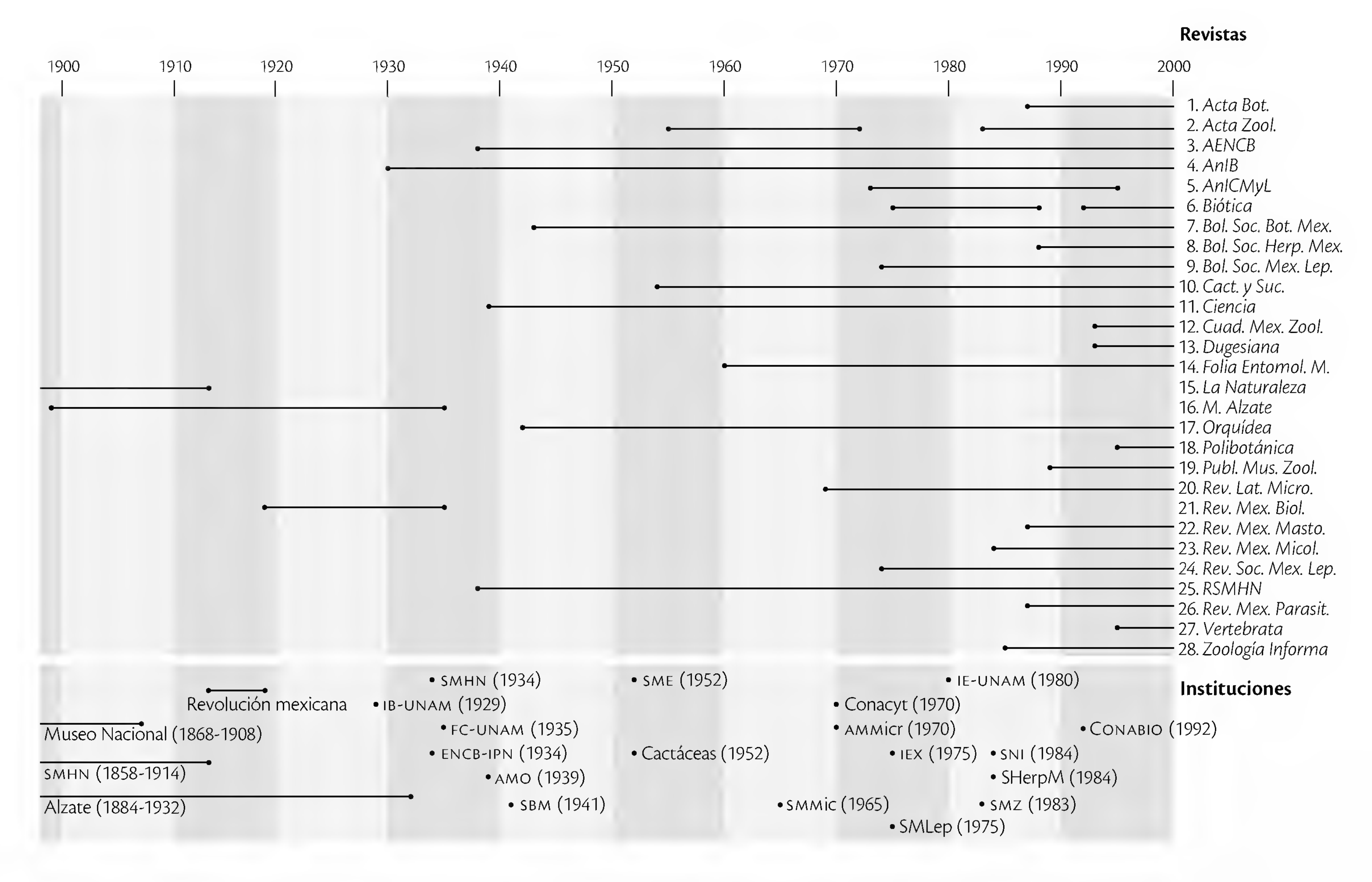


Figura 7.1 Cronología de instituciones, sociedades y revistas de importancia taxonómica en México durante el siglo XX.

meramente descriptivas (Fig. 7.1). Hubo una decena de autores enciclopédicos, herederos de la estructura institucional del siglo anterior, que abordaron varios grupos taxonómicos; su trabajo generalmente lo hacían de forma individual y publicaban casi todo en tres revistas: *La Naturaleza* (Beltrán 1948), *Memorias de la Sociedad Científica Antonio Alzate* (Aguilar y Santillán y Mendizábal 1934; Aragón 1936) y la *Revista Mexicana de Biología* (Beltrán 1951b), las cuales dejaron de editarse en ese mismo periodo. La contribución durante esa época a la taxonomía mexicana, por autores mexicanos, fue proporcionalmente reducida (Michán y Llorente 2003) y marginal.

7.2.2 Segundo periodo, de 1930 a 1980: fundación

En la década de 1930 comenzó la institucionalización actual de la biología en México (Ledesma-Mateos y Barahona 2003; Michán y Llorente 2003; Barahona *et al.* 2003, 2005; Barahona y Ayala 2005), sin la participación de la vieja estructura, ya que después de la Revolución no perduraron los elementos institucionales anteriores (Beltrán 1961). En este periodo se fundaron las instancias más influyentes en los estudios sistemáticos, como el Instituto de Biología de la UNAM (1929), la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN (1934), la Facultad de Ciencias de la UNAM (1935 —aprobada por el Congreso de la Universidad en 1938—), el Colegio de Posgraduados de Chapingo (1959) y la Universidad Autónoma Metropolitana (1974); las dos primeras editaron revistas que fueron de gran importancia desde la década de 1930, y que incluyeron trabajos que abordaron la diversidad de especies. También influyeron la Universidad de Guadalajara (desde 1826); la de Guanajuato (desde 1827) y la Autónoma de Nuevo León (1933), aunque no tuvieron un impacto significativo en la producción sobre sistemática (Michán y Llorente 2003). Los detalles sobre las publicaciones se exponen adelante.

Durante este periodo se fundaron las primeras sociedades de diversas especialidades biológicas, en particular la botánica y la zoología; se inició tímidamente la investigación científica fuera de la capital de la República, con la fundación de las universidades estatales, y el gobierno

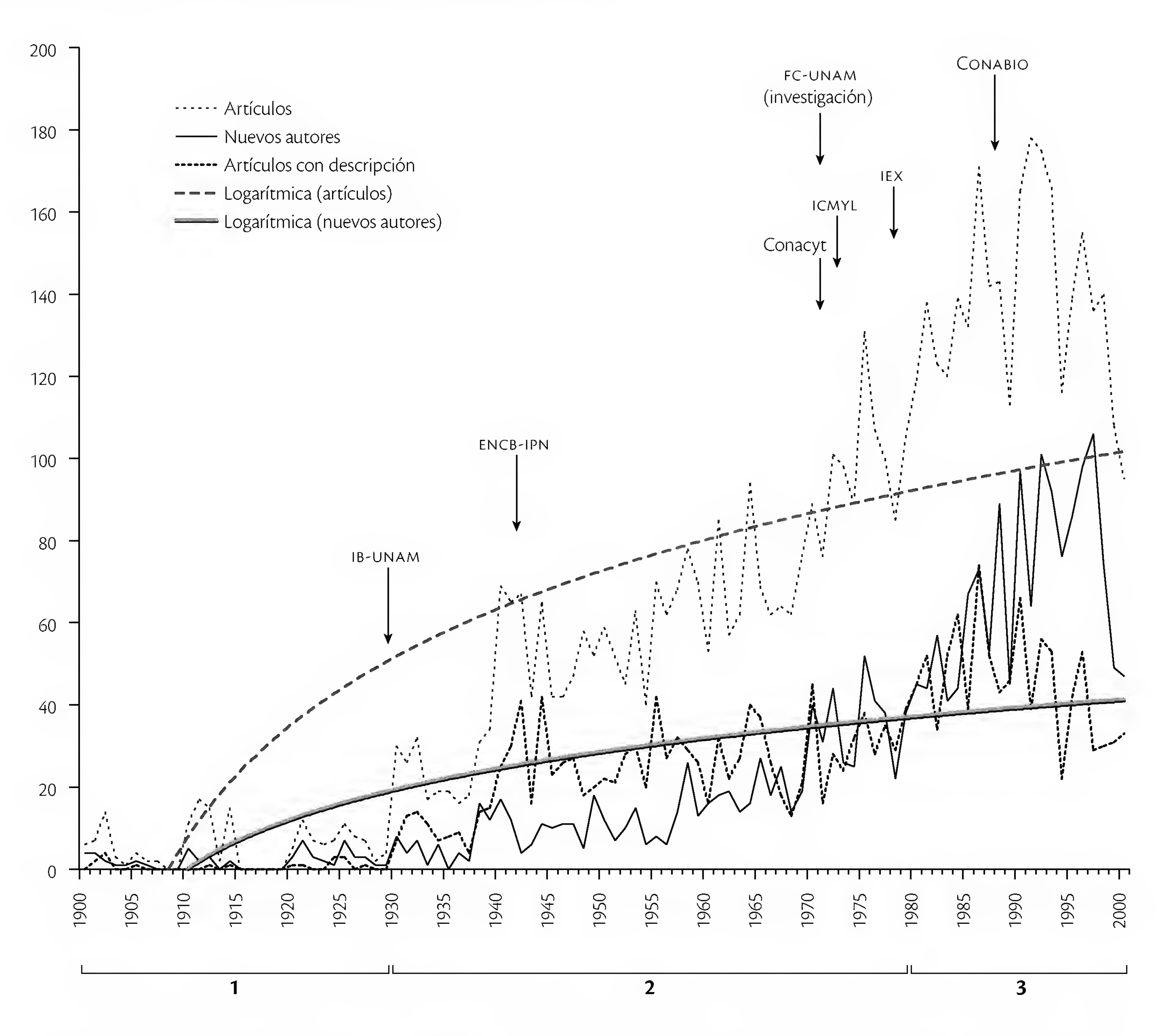


Figura 7.2 Tres etapas del siglo xx en la institucionalización de los estudios sobre diversidad de especies en México.

creó programas nacionales de apoyo a la investigación y de becas para estudiantes mediante el Instituto Nacional de la Investigación Científica (1950) y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) (1970) (Figs. 7.1 y 7.2). Este último se convertiría, junto con la UNAM y el IPN, en la principal institución nacional impulsora de la investigación en biodiversidad, el posgrado y la descentralización, mediante los programas de becas y la fundación de centros de investigación en diversos estados de la República. Asimismo se crearon en la UNAM y en el IPN las plazas de tiempo completo o integral y varios programas de apoyo a la investigación que repercutieron en el desarrollo de agrupaciones científicas nacionales y de la taxonomía (Michán y Llorente 2003).

En esta etapa la biología mexicana, en particular el estudio taxonómico de especies y taxones superiores, se vio incrementada y enriquecida con la llegada, a partir de 1939, de destacados naturalistas españoles que encontraron asilo en nuestro país al final de la guerra civil (Sánchez y García de León 2001), como Faustino Miranda (1905-1964), Cándido Bolívar Pieltaín (1897-1976) y Federico Bonet Marco (1906-1980). Ellos fundaron y colaboraron en publicaciones como *Ciencia* y los *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, sin duda las principales revistas en ciencias naturales, además de que influyeron en el panorama científico o en la formación de investigadores como Alfredo Barrera†, Anita Hoffmann†, Arturo Gómez Pompa, Gonzalo Halffter y Jerzy Rzedowski, entre otros. También formaron colecciones, bibliotecas y participaron en la vida científica institucional de México (Sánchez y García León 2001).

7.2.3 Tercer periodo, de 1980 a 2007: consolidación y desarrollo

Durante esta etapa se dieron cambios significativos, se formaron nuevas organizaciones de investigación como los centros SEP-Conacyt (Martínez 1994) y se incrementó la investigación sobre sistemática en las universidades de provincia. Además, varias instancias realizaron tareas de fomento y promoción con apoyo de infraestructura, proyectos y becas; las más importantes para impulsar los estudios sobre biología de especies fueron: el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), la Universidad Nacional Autónoma de México, y algunas dependencias de la Secretaría de Educación Pública. Durante este periodo se mantuvieron activas las colaboraciones con programas e instituciones de Estados Unidos, y disminuyeron notablemente las exploraciones europeas, junto con el incremento de las norteamericanas.

Todo esto originó una época de auge caracterizada por el aumento significativo de los autores nacionales (150 en promedio), las sociedades (se fundaron más de una decena), de las colecciones (alcanzando 180), de la publicación de revistas sobre el tema (24 en total) y de los artículos (sumaron más de 5 000). También se produjo el incremento de la colaboración, la publicación en el extranjero y los trabajos multi e interdisciplinarios, así como una preocupación mayor en cuanto a los aportes teóricos y prácticos de la sistemática y la biogeografía. Fue en esta etapa cuando se introdujeron y aplicaron las técnicas de microscopía, citogenética y biología molecular, así como la metodología fenética y cladista en la taxonomía mexicana, aunque su uso fue muy limitado y predominó la taxonomía descriptiva, sin lugar a dudas. Sin embargo, en varias disciplinas los aportes fueron numerosos y a veces importantes, en especial en micología, cactología, orquideología, helmintología y entomología. Además, se inició la adopción de los nuevos paradigmas taxonómicos en México, proceso incipiente en vías de consolidación (Llorente y Luna 1994; Michán y Llorente 2003).

A pesar de lo anterior, el conocimiento de la biota mexicana se desarrolló mayormente en universidades, museos e instituciones científicas de Estados Unidos, aunque también en algunos países europeos que poseían ejemplares de nuestro país en sus colecciones.

Si se considera que la institucionalización de los estudios sobre diversidad de especies en México se refiere a la fundación de instituciones de investigación, enseñanza y sociedades científicas; la profesionalización de la disciplina; la formación de colecciones bióticas de naturaleza científica, y la publicación de revistas y libros especializados, se puede seguir este mismo orden para presentar información detallada sobre cada uno de ellos.

7.2.4 Las instituciones

En la actualidad se calcula que en México existen cerca de 160 instituciones de investigación, enseñanza y difusión de temas sobre diversidad de especies o relacionados. Esta cifra es insuficiente en cantidad y muy variable en calidad; hay carencia de ellas en muchas regiones geográficas y la mayoría son recientes y no cuentan con personal formado y experimentado, ni instalaciones adecuadas para la investigación taxonómica; algunas pueden considerarse meras improvisaciones dispuestas al pionerismo con un interés local o regional.

La mayoría de las instituciones y las más importantes están en la ciudad de México, en particular en la UNAM, el IPN y la UAM; de ahí la importancia de impulsar los estudios regionales sobre el tema en los estados de la República. La práctica taxonómica se centra en la actualidad en cuatro instituciones de investigación: el Instituto de Biología, la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, la Facultad de Ciencias y el Instituto de Ecología, A.C. No obstante, hay un proceso de descentralización en marcha pues existen instituciones regionales de cuño reciente que han cobrado gran importancia, por ejemplo, El Colegio de la Frontera Sur, el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste y algunas universidades con tradición que han reimpulsado la sistemática, como la Universidad Autónoma de Nuevo León y la Universidad de Guadalajara, entre otras, que realizan investigación y forman estudiantes de posgrado. A ello han ayudado el Conacyt, la SEP y la CONABIO, además de los gobiernos estatales.

La formación de especialistas en estudios sobre la diversidad de especies en México comienza en la licenciatura pero se realiza en los niveles de maestría y doctorado. El total de la matrícula de biología para todos los niveles en el año 2004 fue de 18 212 alumnos, cerca de 1% de la población total del país en estudios superiores; sin embargo, muy pocos llegan a formarse y dedicarse a la taxonomía en el posgrado, pues la biología organísmica ha perdido adeptos.

En cuanto al posgrado, hasta principios de 2006 se registraron 91 programas, 51 de maestría y 40 de doctorado, en todo el país. En la gran mayoría de estos progra-

mas la instrucción y formación de taxónomos es bastante marginal.

En muy pocos casos se imparte la licenciatura en biología con orientación profunda en taxonomía como ocurre en la Facultad de Ciencias de la UNAM y en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN. Respecto a maestría y doctorado en sistemática, se ofrecen en la Universidad Nacional Autónoma de México (Instituto de Biología, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología y Facultad de Ciencias), el Instituto de Ecología, A.C., la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, El Colegio de la Frontera Sur, la Universidad de Nuevo León y la Universidad de Guadalajara, pero solo en las dos primeras son posgrados especializados en taxonomía, con un grupo nutrido de expertos con reconocimiento internacional, además de que cuentan con instalaciones y bibliotecas *ad hoc*. En los últimos 30 años se han graduado más maestros y doctores orientados a la taxonomía que todos los que existieron anteriormente.

Las asociaciones científicas en el área de biología se constituyeron con la participación de taxónomos (botánicos y zoólogos principalmente); durante el siglo XX estas agrupaciones fomentaron tres actividades prioritarias: *1*] dar a conocer los resultados de investigación de sus miembros, con la publicación de revistas y boletines; *2*] organizar reuniones científicas de análisis y discusión, como congresos, coloquios, seminarios, simposios y talleres temáticos, y *3*] promover y reconocer la actividad de sus afiliados mediante la entrega de premios (Halffter 1997). En nuestro país no existe una sociedad exclusivamente taxonómica, pero hay varias que entre sus miembros cuentan con taxónomos; destacó a mediados del siglo XX la Sociedad Mexicana de Historia Natural (SMHN) (Beltrán 1943a, 1953, 1956, 1968, 1971), y las de Entomología (SME), Cactáceas y Suculentas (Cactáceas), Orquideología (AMO), Botánica (SBM), Micología (SMMic) y Lepidopterología (SMLep) en las últimas décadas (Carpy 1986, Chiang *et al.* 1994; Herrera 1994; Ortega *et al.* 1996; Halffter 1996; Michán *et al.* 2005).

7.2.5 Los especialistas

A partir de la base de datos TaXMeXX, el análisis de la producción especializada en sistemática del siglo XX en las revistas de México revela que al menos 2 331 autores publicaron un artículo sobre algún tema taxonómico (Michán 2003; Michán y Llorente 2003); en el año 2000 hubo alrededor de 170 taxónomos especialistas activos en el país (doctorados y dedicados de tiempo completo al estudio de un taxón superior) (cuadro 7.1). En lo que respecta al personal que trabajó en los museos biológicos de México, en 1999 hubo registradas 977 personas colaborando en las colecciones, de las cuales 371 (32%) fueron contratadas como investigadores o profesores con actividad taxonómica profesional y el resto fueron estudiantes, técnicos y capturistas (Llorente *et al.* 1999).

Respecto a los especialistas en flora mexicana que trabajan en instituciones nacionales, de acuerdo con los registros del *Index Herbariorum* hay casi 370 investigadores y técnicos que laboran directamente con las colecciones botánicas. Este número se podría incrementar a 450 si se toma en cuenta a otros investigadores no relacionados directamente con las colecciones pero sí dedicados a trabajos florísticos o taxonómicos (nótese que las cifras difieren porque las fuentes, conjuntos de especialidad y fechas son distintas). Para una flora tan diversa como la de México este número podría considerarse insuficiente; más aún, la mayoría de los especialistas lo son en plantas con flores, musgos, helechos y gimnospermas. Grupos como hongos y líquenes son estudiados por un número menor de investigadores y si, como se ha sugerido, el grupo de hongos es uno de los más diversos en el país, es evidente que está poco atendido. Lo mismo se puede decir para el vasto grupo de los artrópodos, en especial los ácaros, algunos grupos de crustáceos y miriápodos, y los órdenes hiperdiversos de Insecta (Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Diptera).

Cuadro 7.1 Estimación de la cantidad de taxónomos en México

Año	Fuente	Taxónomos
1987[a]	SNI	65*
1987	TaXMeXX	230
1999[b]	Colecciones biológicas mexicanas	119
1999	SNI	125**
1999	TaXMeXX	155
2000	TaXMeXX	172
2006	SNI	185**
2007	Word Taxonomic Database	133

[a] López-Ochoterena y Casas-Andreu (1991).
[b] Llorente *et al.* (1999), se refieren a las personas que trabajan en una colección y pertenecen al SNI.
* Incluye taxonomía en botánica y zoología.
** Botánicos y zoólogos.
Nota: en 1987 el Instituto de Biología contaba con 81 botánicos y zoólogos y en 2000 tenía 77 (Instituto de Biología 1991; 2001).

En 2006 estuvieron registrados en el SNI 12 048 investigadores, de los cuales 1 294 son especialistas en biología; 296 abordaron temas que involucran a la sistemática; 48 se dedicaron propiamente a la taxonomía, 68 a la botánica, 69 a la zoología (en total 185, cuadro 7.1), 35 a la parasitología, uno a la paleontología y 75 a la biología marina. Adviértase que estos últimos términos de especialidad son aplicados a la biología organísmica más que a la sistemática exclusivamente.

De los 371 investigadores asociados con las colecciones mexicanas en 2000, 119 (12%) pertenecían al SNI (58 botánicos, 56 zoólogos y cinco microbiólogos) (Llorente *et al.* 1999).

De acuerdo con la *Word Taxonomic Database* (ETI BioInformatics 2007), para México hay registrados 133 taxónomos, cifra que equivale a 2.9% del total de 4 486 especialistas.

Todos estos datos nos permiten concluir que durante el siglo XX aumentó significativamente el número de especialistas (Fig. 7.2); para 2007 calculamos que deben ser cerca de 200 los taxónomos especialistas en México (doctorados y contratados de tiempo completo para el estudio de la biología organísmica o la sistemática de un taxón superior), número que puede ser insuficiente, por lo que se necesitarán programas para formar y contratar más investigadores en esta área estratégica de desarrollo para el país. En el capítulo 11 de este volumen pueden consultarse los números de especies descritas y estimadas para México en todos los *phyla* o divisiones. Si consideramos 180 000 especies descritas para México, cada taxónomo debiera atender un promedio de 900 especies. Sin embargo, en general, los vertebrados y las plantas son, por mucho, los grupos más estudiados.

La mayoría de los taxónomos más representativos de la sistemática mexicana del siglo XX pertenecen o pertenecieron al Instituto de Biología, la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, el Instituto de Ecología A.C., y la Facultad de Ciencias de la UNAM. En el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM y en algunas universidades estatales o centros dependientes del Conacyt, también contamos con expertos nacionales de calidad internacional (véanse detalles en Michán y Llorente 2003).

La UNAM es el principal centro de expertos, colecciones y bibliotecas especializadas en sistemática; el Instituto de Biología es la dependencia con más especialistas en sistemática contratados en la actualidad, pues hay más de 70, y todos ellos estudian algún tema relacionado con diversidad. En la Facultad de Ciencias hay cerca de 40 expertos, además de los técnicos especializados en cada dependencia de la Universidad. En casi todas las instituciones se promueve simultáneamente el campo de la biogeografía en varias de sus facetas, al grado que México puede considerarse uno de los países fuertes en tal disciplina (véase el capítulo 2 de este volumen).

7.2.6 Las colecciones biológicas

En esta sección se presenta la información relativa a las colecciones biológicas de México desde un punto de vista institucional, ya que el conocimiento sobre la información biológica (ejemplares, especies y taxones) es ampliamente abordado en otros capítulos de este estudio, tanto en aspectos de riqueza, como de diversidad y distribución.

Los museos de historia natural y sus colecciones tienen la función fundamental de documentar sistemáticamente y preservar los registros materiales de la biodiversidad. Las poblaciones de organismos presentan límites geográficos y temporales; gran parte de la aplicación técnica y la utilidad práctica que tienen las colecciones se deriva de las distintas interpretaciones de las interrelaciones geográficas, evolutivas y temporales de los individuos o muestras (de especies y grupos supraespecíficos naturales) que se integran en biotas determinadas históricamente (Llorente y Castro 2002), o bien en ecosistemas. La función de las colecciones cada vez se vuelve más estratégica para el estudio de la biodiversidad, ya que en algunos casos, especies o poblaciones raras o extintas solo se conocen en la actualidad a partir del material biológico recolectado, preparado y preservado en las colecciones y los museos biológicos.

Los primeros museos y colecciones biológicas formales del mundo aparecieron durante los siglos XVII y XVIII; algunos de ellos perduran hasta nuestros días, *v. gr.* el Museo Británico, el de París y el de Berlín. Para finales del siglo XX se estimó que las colecciones científicas del orbe albergaban alrededor de 2 500 millones de muestras u organismos (Hawksworth 1995), los cuales representaban cerca de 1.65 millones de especies conocidas (en el año 2007 eran 3 000 millones de muestras, de 1.8 millones de especies). De este total, las colecciones mexicanas albergaban 10 millones de especímenes, aproximadamente, que equivalen solo a 0.07% de la cantidad total del mundo (Llorente *et al.* 1994), cuando en México se tienen cifras promedio de representación de 10% de la diversidad mundial de especies. Aun cuando las razones no son lineales o aritméticas, la representación de muestras en nuestras instituciones biológicas es aún bastante

Cuadro 7.2 Instituciones que albergan en conjunto más de 85% de los ejemplares depositados en colecciones mexicanas (actualizado de Llorente *et al.*, 1999).

Botánica		Zoología	
Institución	**Núm. aproximado de ejemplares**	**Institución**	**Núm. aproximado de ejemplares**
Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (IB-UNAM)	1 120 000	Instituto de Biología, UNAM (IB-UNAM)	3 479 971
Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional (ENCB-IPN)	950 000	Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León (FCB-UANL)	1 228 278
Instituto de Ecología, A.C., Xalapa (IEX)	440 000	Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (ENCB-IPN)	1 191 841
Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara (IB-UG)	170 000	Facultad de Ciencias, UNAM (FC-UNAM)[a]	214 800
Colegio de Postgraduados (CP)	141 000	Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM (ICML)	206 866
Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío (IEB)	120 000	Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Sagarpa – Campo Experimental Bajío (Cebaj)	189 000
Herbario de la Asociación Mexicana de Orquideología (AMO)	106 250	El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur)[b]	140 011
Facultad de Ciencias, UNAM (FC-UNAM)	70 500	Instituto de Diagnóstico y Referencia Epidemiológicos (INDRE)	117 000
Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAN)	62 000	Facultad de Medicina, Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán (UADY)	100 142
Universidad Autónoma de Chapingo (UACH)	53 812	Museo de Historia Natural de la Ciudad de México (MHNCM)	52 000
Centro e Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY)	48 379	Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad, Universidad de Guadalajara (Imecbio)	46 017
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM (FESI)[c]	42 981	Instituto de Ecología, AC, Xalapa (IEX)	44 800
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI)	40 217	Universidad Autónoma de Tamaulipas (UAT)	39 170
Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey (ITESM)	35 000		
Total	**3 400 139**	**Total**	**7 049 896**

[a] Incluye el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, con 208 800 ejemplares.
[b] Incluye las unidades Chetumal, San Cristóbal de las Casas y Tapachula.
[c] Antes Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Iztacala, UNAM (ENEPI).

pobre, en especial por el muestreo geográfico escaso a ciertas escalas (J. Soberón, com. pers.) y la ausencia de muestras de muchos taxones. Posiblemente, al ritmo de crecimiento de las colecciones científicas, en 2007 podríamos tener 11.5 millones de ejemplares, pero esta cifra no altera las proporciones ni las conclusiones cualitativas de representación.

De las 193 colecciones registradas en la Conabio, 76 (39%) fueron de botánica, 110 (57%) de zoología y siete (4%) de microbiología. Algunas colecciones albergan ejemplares de un taxón restringido, mientras que otras incluyen varios grupos taxonómicos. Veintisiete (39%) instituciones resguardan más de 85% de los ejemplares (cuadro 7.2), de los cuales 73% son animales y 27% plantas (Llorente *et al.* 1999). De las 110 colecciones zoológicas registradas, 53.6% corresponde a uno o varios grupos de vertebrados y el 46.4% restante a invertebrados; de estos, 29.41% fueron artrópodos. No obstante, en estas co-

lecciones hay muchos taxones escasamente muestreados o completamente ausentes.

El análisis de las fechas de fundación de las colecciones mexicanas muestra que a partir de 1970 se dio un aumento considerable, llegó a su máximo en la década de los ochenta y en los noventa disminuyó a un número comparable al de los setenta; tal vez la reducción fue de aquellas colecciones que no pudieron sostenerse institucionalmente por carencia de recursos, o por la fusión de algunas colecciones. En estas tres décadas se instalaron 81% de las colecciones que perduraron hasta finales del siglo XX; este aumento fue resultado del establecimiento de gran cantidad de instituciones de enseñanza, investigación y fomento de la taxonomía (*v. gr.* Ecosur, Cibnor, CONABIO y Conacyt) (Fig. 7.1). Una proporción importante de la información de las colecciones mexicanas se puede consultar en línea en los portales de la CONABIO por medio de la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (Remib), que es la red más importante en Latinoamérica, y muy recientemente del Instituto de Biología de la UNAM a través de la Unidad Informática para la Biodiversidad (Unibio).

En cuanto a las colecciones florísticas en México, el índice internacional de herbarios, conocido como *Index Herbariorum* (Holmgren y Holmgren 1998), registra 61 instituciones que cuentan con colecciones de herbario en el país. El crecimiento de ejemplares en colecciones de 1974 a 1993 fue notable: aumentaron de 566 780 ejemplares a casi 2 300 000, es decir, 400% (cuadro 7.3). Este incremento se debió a los apoyos del Conacyt y de la UNAM (Instituto de Biología) en la década de 1980, y de la CONABIO de 1992 a la fecha. La reducción del número de herbarios en los últimos años se debió, quizá, a que es costoso mantenerlos, las instituciones pequeñas los cerraron y la mayoría de ellas donaron sus colecciones a los herbarios grandes.

De las 61 instituciones mexicanas que poseen colecciones botánicas, siete preservan más de 100 000 ejemplares cada una (cuadro 7.2), y se consideran de importancia internacional. El número de colecciones del resto de las instituciones es muy variable: algunas albergan menos de 10 000 ejemplares o muestras. Todos los centros Conacyt, uno de cuyos objetivos es estudiar la biodiversidad del país, cuentan con colecciones botánicas; por ejemplo, el Colegio de la Frontera Sur, el Centro de Investigación Científica de Yucatán, el Instituto de Ecología, A.C. y el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, que alcanzan en algunos casos más de 100 000 ejemplares, aunque la mayoría de estas colecciones son relativamente recientes y regionales y no rebasan los 30 000 ejemplares.

En contraste, la mayoría de las universidades estatales cuentan con colecciones de menos de 50 000 ejemplares. El herbario más grande de México es el Nacional, resguardado por el Instituto de Biología de la UNAM, seguido por el de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN (cuadro 7.2). Hay estados que carecen de herbarios, mientras que el mayor número de estos se registra en la ciudad de México. En Oaxaca y Chiapas, que albergan la mayor riqueza taxonómica del país, sus herbarios cuentan con apenas unas cuantas decenas de millares de *exsicatta*.

Actualmente las colecciones botánicas albergadas en México superan por casi millón y medio los especímenes de este país presentes en los herbarios del extranjero. El número de recolecciones botánicas por kilómetro cuadrado es de aproximadamente 1.72. Sin embargo, el análisis de la distribución de las colecciones, con base en el mapa de recolectas registrado por la CONABIO, demuestra que aún quedan zonas de México que carecen totalmente de recolectas, la mayoría en el norte del país, aunque existen algunos vacíos en complejas áreas fisiográficas de Oaxaca y Chiapas.

7.2.7 La producción científica

El conocimiento científico sobre la diversidad de especies se ha difundido principalmente por medio de las publicaciones periódicas y seriadas especializadas, aunque en ocasiones en libros y monografías. Durante el siglo XX

Cuadro 7.3 Número de ejemplares o muestras y herbarios en México (con base en *Index Herbariorum*, Holmgren y Holmgren 1998)

	1974	1981	1990	1993	2005
Ejemplares	566 780	1 021 713	2 107 543	2 284 693	3 962 355
Herbarios	18	30	41 (70)*	71	60 (1)*

* Los números entre paréntesis son herbarios no registrados en este índice y citados en el libro de Carnevali *et al.* 2004.

se editaron en México cerca de 150 publicaciones periódicas con temas sobre diversidad de especies; de ellas, tan solo 28 revistas publicaron cerca de 95% de los artículos sobre el tema: las dos revistas biológicas que incluyeron una gran proporción de temas taxonómicos fueron editadas por las instituciones de investigación taxonómica más prestigiadas del país: los *Anales del Instituto de Biología*, los *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, *Acta Botánica Mexicana*, *Acta Zoológica Mexicana*, *Folia Entomológica Mexicana* y el *Boletín de la Sociedad Botánica de México* (Michán y Llorente 2003).

El desarrollo de bases de datos es uno de los avances más notables para poner a disposición de investigadores, de quienes toman las decisiones y del público en general información sobre la diversidad de especies del país. Los precursores de las bases de datos biológicos en México fueron el Instituto de Biología, el Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, la UAM-Iztapalapa y la Facultad de Ciencias de la UNAM. No obstante, la institución que desde 1992 ha catalizado y mantenido esta colosal tarea para el país en su conjunto es la Conabio.

Los estudios sobre diversidad de especies de hongos, plantas y animales en México se han centrado en organismos con importancia científica, económica y cultural. Las investigaciones se enfocaron principalmente en trabajos descriptivos de caracteres y rasgos. En cuanto al análisis de lo publicado sobre diversidad de especies de cada uno de los estados del país, los mejor representados, en general, son los que tienen mayor biodiversidad (*v. gr.* Veracruz, Chiapas, Guerrero y Oaxaca), están cerca del Distrito Federal o cuentan con instituciones académicas de investigación en biología de organismos, o son de fácil acceso. Un análisis más detallado sobre el tema se puede consultar en la monografía de Michán y Llorente (2003).

El conocimiento florístico de los diversos estados y regiones de México es desigual. En el caso del Valle de México y Baja California se ha concluido el estudio de su flora. Varios proyectos florísticos que estudian estados o regiones del país se encuentran en desarrollo; algunos llevan un grado importante de avance como Veracruz, Guerrero, región del Bajío y Península de Yucatán (cuadro 7.4). En otros casos, al menos se sabe cuál es la composición de especies vegetales de la región. Es notable que para varios estados del norte del país no se conoce la composición de especies ni se está estudiando su flora, especialmente en estados de la vertiente pacífica norte, como

Cuadro 7.4 Proyectos florísticos en México (se consideró en proceso si al menos se ha publicado algún tratamiento florístico)

Floras concluidas	Número de especies	Referencia
Baja California	2 705	Wiggins 1980
Desierto Sonorense	2 634	Wiggins 1964
Valle de México	2 071	Rzedowski y Rzedowski 2001
Floras en proceso	**Número de especies**	**Referencia**
Novogaliciana	5 500	Rzedowski y McVaugh 1966
Veracruz	6 000	Sosa y Gómez-Pompa 1994
Tehuacán-Cuicatlán	3 000	Dávila Aranda *et al.* 1993
Bajío y regiones adyacentes	6 000	Rzedowski y Rzedowski, 1991-
Flora mesoamericana	17 000	Davidse, Sousa *et al.* 1994-
Etnoflora yucatanense	1 936	Sosa *et al.* 1985
Guerrero	6 500	Diego-Pérez y Fonseca 1994-2007
Chiapas	8 000	Breedlove 1986

Sinaloa, Durango, Nayarit y del centro, como Zacatecas. El estudio florístico por entidades fisiográficas mayores o provincias bióticas o biogeográficas (regiones naturales), en contraposición con estudios estatales o regiones delimitadas artificialmente por conveniencia, parece ser una tradición que en México no se ha practicado por nuestros botánicos, salvo excepciones. Los grupos menos conocidos en México son los hongos, algas y líquenes.

Flora Mesoamericana es un proyecto internacional (México, Estados Unidos e Inglaterra) que comprende el mayor número de especies registradas (cuadro 7.4) para México, posiblemente más de 20 000.

En zoología el conocimiento es muy variado y desigual. En general las especies de vertebrados son bien conocidas, aunque faltan estudios sobre anfibios, reptiles y algunos géneros de ratones. En aves y mamíferos la aplicación de conceptos filogenéticos y de técnicas moleculares promete desenmascarar complejos de especies crípticas. Considérese que plantas y vertebrados solo constituyen 15% de la diversidad de especies (véase el capítulo 11). En especies de invertebrados es difícil o aventurado establecer generalizaciones sobre su conocimiento; desde luego es el grupo más rico en especies, menos conocido y con menor número de taxónomos en proporción a la riqueza

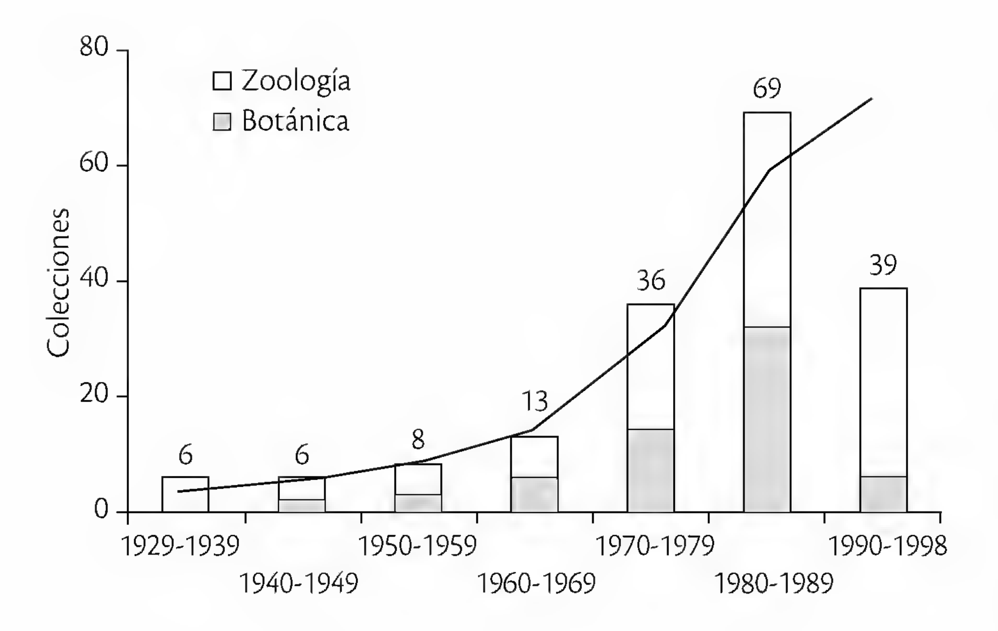


Figura 7.3 Fundación de las principales colecciones mexicanas del siglo XX (Llorente *et al.*, 1999).

de especies. De muchos grupos de insectos, nemátodos e invertebrados marinos no hay expertos en instituciones mexicanas.

Para vertebrados tomemos el ejemplo de los mamíferos, que es el taxón mejor documentado para América del Norte y México, ya que de aves, reptiles, anfibios y peces la representación proporcional en México respecto a Estados Unidos es menor, y apenas en vías de documentación y análisis equivalente. Lorenzo *et al.* (2006) compendiaron y analizaron la situación de las colecciones científicas mastozoológicas de México; López-Wilchis (2006) estudió la representatividad de las muestras, taxonómica y geográficamente, en las colecciones en Estados Unidos y Canadá; Espinoza *et al.* (2006) integraron el conocimiento de tales colecciones en México. Las cifras muestran que ha habido un proceso de descentralización de las colecciones y los centros de investigación en la República mexicana. De las 28 colecciones que existen, 21 están fuera de la capital; no obstante, la UNAM, el IPN y la UAM continúan siendo los centros más importantes en cuanto a acervos e investigadores en mastozoología.

En Estados Unidos y Canadá hay cerca de 242 500 ejemplares de México en las 57 colecciones documentadas por López-Wilchis; esto representa 5.8% de los acervos totales en esas colecciones, que custodian casi 4.2 millones de ejemplares. Aun así, todas las colecciones mastozoológicas de nuestro país juntas (28), que reúnen 162 228 ejemplares, solo representan 67% de los ejemplares mexicanos que albergan las colecciones de Estados Unidos y Canadá.

La representatividad geográfica y taxonómica en colecciones norteamericanas es también mayor que en las mexicanas en cuanto a material tipo, número de localidades, tipos de muestras y especies; por ejemplo, los estados de Sonora, Jalisco, Veracruz, Oaxaca y Chiapas tienen, cada uno, entre 13 290 y 16 132 ejemplares en esas colecciones del extranjero; no hay equivalente en colecciones mexicanas. Mientras que hay varios cientos de ejemplares tipo en colecciones extranjeras, en México se registran menos de 50.

En cuanto a publicaciones, hay cerca de 42 000 citas de por lo menos una especie de mamíferos mexicanos. De ellas solo 10% son publicaciones propiamente científicas, con una proporción de tres elaboradas por extranjeros y una por nacionales (J. Ramírez Pulido, com. pers.). Por lo que se puede ver, los mastozoólogos norteamericanos son quienes más han estudiado la fauna mexicana.

Aun cuando las bases de datos disponibles en internet que comprenden información de ejemplares de mamíferos mexicanos comenzaron hace más de 10 años, el proceso ha sido lento y hasta ahora comprenden menos de 50% de todos los ejemplares custodiados en colecciones, según se deduce de las cifras presentadas por López-Wilchis (2006). Además de la aportación menor en muestras, especies y localidades geográficas del acervo nacional, respecto a mamíferos, en nuestras colecciones no hay ejemplares de poblaciones aborígenes de seis especies consideradas extintas en México: *Peromyscus pembertoni, Enhydra lutris, Monachus tropicalis, Ursus arctos, Bison bison* y *Cervus elaphus.*

Ramírez-Pulido y González-Ruiz (2006) enlistaron a los 22 mastozoólogos que sobresalieron en la descripción y denominación de 872 especies y subespecies de mamíferos de México: entre ellos no hay un solo mexicano. Destacan especialmente autores norteamericanos, como Merriam, Allen, Nelson, Goldman, Hall y otros.

Este ejemplo sobre mamíferos es un resultado histórico, pues actualmente y en las últimas dos décadas, las contribuciones de biólogos organísmicos aumentó de manera sensible y hoy tenemos un número importante de expertos trabajando en varias especialidades y distintas partes de la República, con apoyos de la CONABIO, el Conacyt y universidades públicas, entre las que siguen destacando la UNAM, el IPN y la UAM, pero también se suman la UANL, la UADY y otras más.

Hace más de 25 años en los círculos zoológicos y taxonómicos comenzó la preocupación por la alta tasa de transformación de los ecosistemas naturales que no permitían siquiera mínimas recolectas para documentar lo que se estaba perdiendo en fauna, en especial de invertebrados, pues no había suficientes zoólogos de campo

o gabinete y técnicos coadyuvantes (parataxónomos). Por otra parte, las desigualdades entre botánicos y zoólogos de vertebrados e invertebrados han aumentado durante las tres últimas décadas, y necesitarán equipararse para un desarrollo equilibrado de la biología organísmica del país.

A pesar de esto, debemos reconocer el esfuerzo realizado por diversas instituciones en algunas universidades públicas y centros SEP-Conacyt, que han iniciado acervos y grupos de investigación dedicados a la investigación de invertebrados, pero esto aún es insuficiente y, en general, el apoyo que han recibido ha sido menor que el dedicado a la botánica y a los vertebrados.

En otras instituciones o museos del extranjero las proporciones entre ejemplares botánicos y zoológicos guardan una relación de 1 a 10, y algunas veces de 1 a 20. En México es de poco más de dos a uno. Con ello puede reafirmarse el notable desarrollo de los acervos de herbario y, a la vez, el tímido crecimiento de la zoología, en especial de invertebrados (en el capítulo 11 de este volumen se muestran grupos de los que se conoce muy poco en México).

Los estudios científicos, y en particular los biológicos, se reanudaron en México hacia 1930, cuando la taxonomía llevaba más de 150 años de desarrollo. Su evolución y fomento, como el de toda la ciencia, ha sido escaso y desbalanceado, y cuya descentralización se dio apenas hace poco tiempo. Una de las instituciones que se ocupan de la biodiversidad, con recursos relativamente exiguos, no ha podido sostener el apoyo de tareas básicas fundamentales, por ejemplo, Soberón y Llorente (1993b) propusieron fortalecer en la Conabio la infraestructura de equipo y mobiliario, la elaboración de monografías, de floras y faunas, etc.; sin embargo, los proyectos hasta ahora apoyados han sido efímeros; poco se ha podido hacer sobre monografías y revisiones o estudios que requieren financiamientos de mediano y largo plazos.

7.3 A modo de reflexión

Durante las últimas décadas no se crearon instituciones de alcance nacional, más bien se fomentó la creación de pequeños grupos en diferentes lugares del país. Esto tuvo la innegable ventaja de establecer polos de desarrollo académico en distintos sitios, pero el costo de dividir el esfuerzo y la consecuente producción científica realizada por conjuntos variados y heterogéneos, provocó que México no destacara en ninguna de las áreas de las ciencias naturales. Además, los recursos no fueron suficientes, la estrategia de los planes del desarrollo nacional no fueron óptimos y el gobierno federal no realizó programas de largo alcance para fomentar las ciencias naturales (Aréchiga y Beyer 1999). Lo anterior desde luego afectó a la taxonomía.

En general, la mayoría de los análisis sobre producción científica se realizaron a partir de los artículos publicados en revistas internacionales incluidas en el *Science Citation Index* (*SCI-Journal Citation Reports*); estos resultados son útiles pero no objetivos, sobre todo en las áreas taxonómicas, porque buena parte de la producción mexicana está contenida en publicaciones no indizadas en el *SCI* (Krell 2002). Este es un fenómeno mundial que parecía recibir atención en México para la valoración de nuevas políticas científicas (Aréchiga y Beyer 1999). Sin embargo no ha sido así y la falta de reconocimiento social a los actores taxonómicos puede acentuar los rezagos (Flowers 2007).

El escaso desarrollo científico del país se reflejó de forma importante en la taxonomía, y los problemas no son exclusivos de esta disciplina, pues la falta de especialistas, instalaciones, publicaciones y recursos son comunes en la mayoría de las áreas del conocimiento; para la taxonomía estos factores fueron contrarrestados, hasta cierto punto, por la fundación de instituciones y sociedades que dieron gran impulso a la publicación de trabajos. De tal forma que aunque es evidente el crecimiento cuantitativo y cualitativo de la taxonomía mexicana desde el punto de vista institucional, no fue suficiente; es evidente el rezago y la urgencia de remediarlo. Lamothe (1994) escribió al respecto: "considero que en algunos aspectos taxonómicos estamos atrasados entre 100 y 150 años en relación con otros países"; desde luego, es uno de nuestros principales atrasos y tal vez de los más importantes en el estudio de la diversidad de especies, como también lo han señalado otros autores (Llorente 1990; Llorente y Luna 1994; Llorente y Soberón 1994; Papavero y Llorente 1995). Lo anterior no solo en los aspectos de taxonomía alfa (inventarios locales y regionales) y del estudio de las relaciones filogenéticas o de clasificación, sino también en la optimización y rigor de los trabajos de campo (Soberón y Llorente 1993a), o bien de síntesis y análisis (Soberón *et al.* 1996; Peterson y Sánchez-Cordero 1994; Llorente *et al.* 1997), que son fundamentales para el conocimiento de la biodiversidad.

Durante las últimas dos décadas del siglo XX las ciencias naturales (incluida la taxonomía) ocuparon un lugar importante en la producción científica nacional. No obs-

tante, valorada a escala internacional, nuestra producción en taxonomía fue modesta, pues aunque existieron personas o grupos con trascendencia y reconocimiento internacionales, fueron escasos. En general, el desarrollo significativo que tuvieron las ciencias naturales en el mundo hizo más evidente el rezago de la investigación mexicana (Aréchiga 1994).

Además, las tendencias internacionales influyeron en el desarrollo en México de varias disciplinas científicas, como la taxonomía, en la que se redujo proporcionalmente el número de proyectos y de investigadores a escala mundial y nacional (Gaston y May 1992; Krell 2002) respecto a otras disciplinas relacionadas con la biodiversidad, fenómeno que afectó el estado de la taxonomía mexicana de finales del siglo XX. La diversificación de las vocaciones en campos que han tenido un auge académico (*v. gr.* ecología y biología celular-molecular), repercutieron en el reclutamiento de jóvenes interesados en la sistemática o en la biología organísmica.

Llorente y Soberón (1994) abordaron y propusieron de forma directa un debate sobre el estado de la taxonomía en México a finales del siglo XX, exploraron las tareas científicas de la taxonomía biológica y reconocieron entre otras cosas: *1*] la importancia estratégica de inventariar los recursos de México (taxonomía alfa); *2*] la necesidad de apoyar y fortalecer a las instituciones y a los taxónomos que producen los métodos y los conocimientos taxonómicos necesarios para realizar dicho inventario; *3*] la trascendencia de formar nuevos taxónomos adiestrados en metodologías, conceptos y teorías taxonómicas contemporáneas, y *4*] la pertinencia de iniciar una transformación profunda del quehacer taxonómico en nuestro país, adoptando prácticas formales y modernas, probando, adaptando y creando los métodos o técnicas en sistemática biológica que permitan avanzar significativamente en la realidad de un inventario biológico nacional y que repercutan en el manejo y la conservación de la biodiversidad de la región. Ellos mismos publicaron un trabajo que ha tenido influencia nacional e internacional en metodología faunística (Soberón y Llorente 1993a).

A la convocatoria de Llorente y Soberón (1994) respondieron desde diversas perspectivas Cordero (1994), Dirzo y Raven (1994), Llorente *et al.* (1994), Peterson y Sánchez-Cordero (1994) y Pérez-Ponce de León (1997). A partir de la información y de los análisis y las propuestas de estos textos, se puede concluir que las características y problemas de la práctica taxonómica en México a finales del siglo XX fueron: *1*] el retraso general de las actividades científicas en el país; *2*] la promoción de actividades científicas aplicadas o novedosas y el desdén por las básicas e integradoras como la taxonomía; *3*] la deficiencia en la formación de nuevos taxónomos; *4*] la insuficiencia de taxónomos profesionales y la escasez de líderes con visión amplia e integradora; *5*] el predominio de la práctica de la taxonomía alfa de viejo cuño; *6*] los reducidos aportes teóricos y metodológicos; *7*] el conservadurismo en la práctica taxonómica y la escasa aplicación de ideas y técnicas modernas en los análisis taxonómicos, *v. gr.* microscopía electrónica, citogenética y biología molecular; *8*] la preponderancia del trabajo individual sobre la formación de equipos interdisciplinarios; *9*] la dependencia teórica, metodológica y conceptual de otros países y de instituciones extranjeras; *10*] la escasez de recursos, espacios e instalaciones para la práctica taxonómica; *11*] la insuficiencia y deficiencia de las colecciones biológicas y la carencia de un museo nacional y de redes regionales; *12*] la escasa bibliografía taxonómica especializada accesible para consulta; *13*] la sistemática de los taxones mexicanos que ha sido hecha en su gran mayoría por extranjeros, al menos para la mayor parte de los grupos de organismos.

Al considerar el problema por el que atraviesa la biodiversidad, cada vez se requieren más biólogos que hagan biología organísmica y taxonomía (Evenhuis 2007; Flowers 2007), en especial que se ocupen de conocer, describir y clasificar las especies de animales característicos del país, practicando teorías, técnicas y métodos actualizados. Una forma de subsanar estos problemas es a partir de la formación de una nueva cultura taxonómica, que incluya entre otros aspectos mejoramiento en la formación de taxónomos y su actualización, condiciones institucionales y de infraestructura óptimas, la fundación de una institución-museo nacional, el fortalecimiento de las colecciones con la conformación de redes regionales, la asignación de mayor presupuesto operativo, la consolidación de los programas de investigación, el aumento en la interacción de los distintos especialistas que fomente la realización de proyectos interdisciplinarios en biología comparada (taxonomía, biogeografía y ecología), y el incremento en la colaboración entre investigadores regionales, nacionales y extranjeros. Al mismo tiempo, es indispensable revalorar el reconocimiento y recompensas al trabajo taxonómico, para incentivar la taxonomía alfa, la elaboración de descripciones de nuevos taxones y la producción de revisiones y monografías, en especial de taxones diversificados en México.

Agradecimientos

Los autores agradecemos a Jimena Castro, a Patricia Dávila Aranda de la FES-Iztacala, UNAM, a Nora E. Galindo Miranda de la Facultad de Ciencias de la UNAM y a Pablo Carrillo-Reyes del Instituto de Ecología, A.C.; a Judith Aguirre por sus observaciones al texto. Asimismo, al programa Profip-DGAPA, UNAM y PAPIIT 212006.

Referencias

Aceves, P. 1985. La difusión de la ciencia en la Nueva España en el siglo XVIII: la polémica en torno a la nomenclatura de Linneo y Lavoisier. *Quipu* **4**:357-385.

Aceves, P. 1993. *Química, botánica y farmacia en la Nueva España a finales del siglo XVIII*. UAM, México.

Aguilar y Santillán, R., y C. Mendizábal. 1934. *Índice general por autores y materias de los tomos 1-52 (1887-1931) de las* Memorias *y de la* Revista de la Sociedad Científica Antonio Alzate. Academia Nacional de Ciencias Antonio Alzate, México.

Aragón, A. 1936. Influencia de las publicaciones de la Academia de Ciencias Antonio Alzate en la cultura mexicana. *Mem. Acad. Antonio Alzate* **55**:3-8.

Aréchiga, H. 1993. Evaluating the status of science in developing countries: The situation in Mexico, en J.L. Boldú y J.R. de la Fuente (comps.), *Science policy in developing countries: The case of Mexico.* Fondo de Cultura Económica, México.

Aréchiga, H. 1994. La ciencia mexicana en el contexto global, en *México, ciencia y tecnología en el umbral del siglo XX*. Conacyt-Porrúa, México, pp. 17-42.

Aréchiga, H., y C. Beyer. 1999. Introducción, en H. Aréchiga y C. Beyer (coords.), *Las ciencias naturales en México*. Fondo de Cultura Económica, México, pp. 15-33.

Azuela, L.F., y R. Guevara. 1998a. Las relaciones entre la comunidad científica y el poder político en México en el siglo XIX, a través del estudio de los farmacéuticos, en P. Aceves (coord.), *Construyendo las ciencias químicas y biológicas*. UAM-Xochimilco, México, pp. 239-258.

Azuela, L.F., y R. Guevara. 1998b. La ciencia en México en el siglo XIX. Una aproximación historiográfica. *Asclepio* **2**:5-33.

Barahona, A., S. Pinar y F.J. Ayala. 2003. *La genética en México: institucionalización de una disciplina.* Estudios sobre la ciencia, Coordinación de Humanidades, UNAM, México.

Barahona, A., y F.J. Ayala. 2005. The emergence and development of genetics in Mexico. *Nature (reviews)* **6**:860-866.

Barahona, A., S. Pinar y F.J. Ayala. 2005. Introduction and institutionalization of genetics in Mexico. *Jour. Hist. Biol.* **38**:273-299.

Barrera, A. 1955. Ensayo sobre el desarrollo histórico de la entomología en México. *Rev. Soc. Mex. Ent.* **1**:23-38.

Barrera, A. 1964. Reflexiones sobre la formación de los trabajadores científicos para el México moderno. *Rev Soc. Mex. Hist. Nat.* **25**:5-11.

Barrera, A. 1974. Las colecciones científicas y su problemática en un país subdesarrollado: México. *Biología* **4**:12-19.

Barrera, A. 1979. La etnobotánica: tres puntos de vista y una perspectiva. *Cuadernos de Divulgación del INIREB* **5**:19-24.

Barrera, A. 1994. La taxonomía botánica maya, en J. Llorente e I. Luna (comps.), *Taxonomía biológica.* Fondo de Cultura Económica, México.

Barrera, A., A. Gómez-Pompa y C. Vázquez-Yanes. 1977. El manejo de las selvas por los mayas: sus implicaciones silvícolas y agrícolas. *Biótica* **2**:47-60.

Barrera, A., y A. Hoffmann. 1981. Notas sobre la interpretación de los artrópodos en el *Tratado Cuarto, Historia de los insectos de Nueva España*, de Francisco Hernández. *Folia Entomol. Mex.* **49**:27-34.

Beltrán, E. 1943a. Datos y documentos para la historia de las ciencias naturales de México. Los estatutos primitivos de Historia Natural. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **4**:115-121.

Beltrán, E. 1943b. Setenta y cinco años de ciencias naturales en México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **4**:245-264.

Beltrán, E. 1948. *La Naturaleza*, periódico científico de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 1869-1914. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **9**:145-174.

Beltrán, E. 1951a. El panorama de la biología mexicana. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **12**:69-99.

Beltrán, E. 1951b. La *Revista Mexicana de Biología* (1920-1935). Nota bibliográfica e índice de sus diecisiete tomos. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **12**:375-392.

Beltrán, E. 1952. *Medio siglo de ciencia mexicana, 1900-1950.* Secretaría de Educación Pública, México.

Beltrán, E. 1953. Hechos sobresalientes de la biología mexicana en el siglo XX. *Mem. Congr. Cient. Mex.* **7**:453-482.

Beltrán, E. 1956. Veinte años de vida de la Sociedad Mexicana de Historia Natural. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **17**:17-36.

Beltrán, E. 1961. Un cuarto de siglo de zoología mexicana: 1936-1961. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **22**:113-152.

Beltrán, E. 1965. *La biología del siglo XX*. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.

Beltrán, E. 1967. Las reales expediciones botánicas del siglo XVIII a Hispano América. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **28**: 179-249. (También en *Ciencia* **26**:89-106, 131-146, 1968).

Beltrán, E. 1968. El primer centenario de la Sociedad Mexicana de Historia Natural. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **29**:111-169.

Beltrán, E. 1969. La Dirección de Estudios Biológicos de la Secretaría de Fomento y el Instituto de Biología de la UNAM. *An. Soc. Mex. Hist. Cienc. y Tec.* **1**:105-141.

Beltrán, E. 1971. Los museos de historia natural en México y la Sociedad Mexicana de Historia Natural. *Acta Zool. Mex.* **10**:1-9.

Beltrán, E. 1977. *Medio siglo de recuerdos de un biólogo mexicano*. Sociedad Mexicana de Historia Natural, México.

Beltrán, E. 1982. *Contribución de México a la biología*. CECSA, México.

Berlin, B. 1992. *Ethnobotanical classification: principles of categorization of plants and animals in traditional societies*. Princeton University Press, Princeton.

Berlin, B., D.E. Breedlove y P.H. Raven. 1974. *Principles of tzeltal plant classification*. Academic Press, Nueva York.

Breedlove, D.E. 1986. *Listados florísticos de México IV. Flora de Chiapas*. Instituto de Biología, UNAM, México.

Carnevali Fernández-Concha, G., V. Sosa, J. León de la Luz y J.L. León Cortez (eds.). 2004. *Colecciones biológicas de los centros de investigación Conacyt*. Conacyt, México.

Carpy, P. 1986. *La Sociedad de Historia Natural y su influencia en el siglo XIX*. Tesis de licenciatura, Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México.

Chiang, F., P. Dávila y J.L. Villaseñor. 1994. Panorama actual de la taxonomía vegetal en México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* **55**: 17-20.

Cordero, C. 1994. Comentarios de un ecólogo. *Rev. AIC* **21**: 10-13.

Cuevas, M.C. 2002. *Un científico mexicano y su sociedad en el siglo XIX: Manuel María Villada, su obra y los grupos de los que formó parte*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca.

Cuevas, M.C. 2006. *La investigación biológica y sus instituciones en México entre 1868 y 1929*. Tesis de doctorado, UNAM, México.

Davidse, G., M. Sousa S., A.O. Chater y S. Knapp (eds.). 1994-1995. *Flora Mesoamericana*, vols. 6 y 1, Instituto de Biología, UNAM-Missouri Botanical Garden-The Natural History Museum (Londres), México.

Dávila-Aranda, P., J.L. Villaseñor, R. Medina, A. Ramírez, A. Salinas, J. Sánchez-Ken y P. Tenorio. 1993. *Listados florísticos de México X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología, UNAM, México.

De Gortari, E. 1957. *La ciencia en la reforma*. UNAM, México.

De Gortari, E. 1980. *La ciencia en la historia de México*. Grijalbo, México.

Del Paso y Troncoso, F. 1988. *La botánica entre los nahuas y otros estudios*. Introducción, selección y notas de Pilar Márquez. Secretaría de Educación Pública, México.

Diego-Pérez, N., y R.M. Fonseca. 1994-2007. *Estudios florísticos de Guerrero*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Dirzo, R., y P. Raven. 1994. Un inventario biológico para México. *Bol. Soc. Bot.* **55**:29-34.

Espinoza, E., C. Lorenzo y M. Briones-Salas. 2006. Integración del conocimiento de las colecciones mastozoológicas mexicanas, en *Colecciones mastozoológicas mexicanas*. Instituto de Biología, UNAM-AMMAC, México, pp. 537-548.

ETI BioInformatics. 2007. World Taxonomist Database [en línea], en <*http://www.eti.uva.nl/tools/wtd/found.php*> (consultada en abril de 2007).

Evenhuis, N.L. 2007. Helping solve the 'other' taxonomic impediment: Completing the eight steps to total Enlightenment and taxonomic Nirvana. *Zootaxa* **1407**:3-12.

Flores, F. 1982. *Historia de la medicina en México desde la época de los indios hasta el presente*, vols. I y II. Instituto Mexicano del Seguro Social, México.

Flores, O., y A. Nieto. 1994. La taxonomía herpetológica en México: un análisis breve, en J. Llorente e I. Luna (comps.). 1994. *Taxonomía biológica*. Fondo de Cultura Económica, México, pp. 427-444.

Flowers, R.W. 2007. Comments on "Helping solve the 'other' taxonomic impediment: Completing the eight steps to total Enlightenment and taxonomic Nirvana" by Evenhuis (2007). *Zootaxa* **1494**:67-68.

Gaston, K.J., y R.M. May. 1992. Taxonomy of taxonomists. *Nature* **356**:26.

Gío-Argáez, R., y G. Rivas. 1993. Contribución de la Sociedad Mexicana de Historia Natural al estudio de la biodiversidad en México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **44**:19-49.

Gómez-Pompa, A. 1979. Antecedentes de las investigaciones botánico-ecológicas en la región del río Uxpanapa, Veracruz, México. *Biótica* **4**:127-133.

Gómez-Pompa, A. 1982. La etnobotánica en México. *Biótica* **7**:151-161.

Gómez-Pompa, A. 1993. Las raíces de la etnobotánica mexicana, en S. Guevara, P. Moreno-Casasola y J. Rzedowski (comps.), *Logros y perspectivas del conocimiento de los recursos vegetales en México, en vísperas del siglo XXI*. Instituto de Ecología, A.C.-Sociedad Botánica de México, pp. 26-37.

Gómez-Pompa, A., J.S. Flores y M.A. Fernández. 1991. The sacred groves of the Maya. *Lat. Am. Antiquity* **1**:247-257.

Guevara, R.F. 2002. *Los últimos años de la historia natural y los primeros días de la biología en México*. Cuadernos 35, Instituto de Biología, UNAM, México.

Halffter, G. 1996. Una visión de la Sociedad Mexicana de Entomología en su XLIV aniversario. *Folia Entomol. Mex.* **96**:1-13.

Halffter, G. 1997. La Sociedad Mexicana de Entomología a 44 años de su fundación, en C. Deloya, *La Sociedad Mexicana de Entomología: pasado, presente y futuro*. Sociedad Mexicana de Entomología, México, pp. 69-76.

Hawksworth, D.L. 1995. The resource base for biodiversity assessments, en V.H. Heywood y R.T. Hawks Watson (eds.), *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 548-605.

Herrera, A.L. 1921. La biología en México durante un siglo, en A.L. Herrera (comp.), *Biología y plasmogenia*. Secretaría de Fomento, México, pp. 488-504.

Herrera, T. 1994. Perspectivas de la investigación en micología. *Bol. Soc. Bot. Mex.* **55**:39-44.

Hoffmann, A., J.L. Cifuentes y J. Llorente. 1993. *Historia del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias de la UNAM*. Prensas de Ciencias, UNAM, México.

Holmgren, P.K., y N.H. Holmgren. 1998 en adelante (actualizado de manera continua). *Index Herbariorum*. New York Botanical Garden, en línea: <*http://sciweb.nybg.org/science2/IndexHerbariorum.asp*>.

Humboldt, A. von. 1804. *Tablas geográficas políticas del reino de Nueva España, que manifiestan la superficie, población, agricultura, fábricas, comercio, minas, rentas y fuerza militar* (enero de 1804), en E. Florescano e I. Gil (comps.), *Descripciones económicas generales de Nueva España, 1784-1817*. INAH, col. Fuentes para la Historia Económica de México, México, 1973, I, pp. 132-171.

Humboldt, A. von. 1805. *Essai sur la géographie des plantes; accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales*. Casa F. Schoell, París.

Humboldt, A. von. 1822. *Ensayo político sobre el Reino de la Nueva España*, vol. 4, casa Rosa, París.

Instituto de Biología. 1991. Informe de actividades 1987-1991. Instituto de Biología, UNAM, México.

Instituto de Biología. 2001. Informe de actividades 1999-2001. Instituto de Biología, UNAM, México.

Iturriaga, J.F. 1988-1992. *Anecdotario de viajeros extranjeros en México, siglos XVI-XX*, 4 vols. Fondo de Cultura Económica, México.

Iturriaga, J.F., y M. García. 1999. *Viajeros extranjeros en el Estado de México*. Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca.

Krell, F.T. 2002. Why impact factors don't work for taxonomy. *Nature* **415**: 957.

Lamothe, R. 1994. El estado de la taxonomía zoológica en México, en J. Llorente e I. Luna (comps.), *Taxonomía biológica*. Fondo de Cultura Económica, México, pp. 345-363.

Ledesma-Mateos, I. 1990. Esbozo del desarrollo histórico de la biología en Puebla. *Quipu* **1**: 93-125.

Ledesma-Mateos, I., y A. Barahona. 2003. The institutionalization of biology in Mexico in the early 20th century. The conflict between Alfonso Luis Herrera (1868-1942) and Isaac Ochoterena (1885-1950). *Jour. Hist. Biol.* **36**: 285-307.

León, L. 1994. Algunos aspectos de la taxonomía mastozoológica en México: historia, problemática y alternativas, en J. Llorente e I. Luna (comps.), *Taxonomía biológica*. Fondo de Cultura Económica-UNAM, México, pp. 485-504.

León, N. 1895. *Biblioteca botánico-mexicana. Catálogo bibliográfico y crítico de autores y escritos referentes a vegetales de México*. Secretaría de Fomento, México.

Llorente, J. 1990. *La búsqueda del método natural*. Fondo de Cultura Económica, La ciencia desde México, 95, México.

Llorente, J., y J. Soberón. 1994. Hacia un debate de la taxonomía contemporánea en México. *Boletín de la Academia de la Investigación Científica* **17**: 37-42.

Llorente, J., e I. Luna (comps.). 1994. *Taxonomía biológica*. Fondo de Cultura Económica-UNAM, México.

Llorente, J., I. Luna, J. Soberón y L. Bojórquez. 1994. Biodiversidad, su inventario y conservación: teoría y práctica en la taxonomía alfa contemporánea, en J. Llorente e I. Luna (comps.), *Taxonomía biológica*. Fondo de Cultura Económica-UNAM, México, pp. 507-520.

Llorente, J., E. González, A.N. García y C. Cordero. 1996. Breve panorama de la taxonomía de artrópodos en México, en J. Llorente, A.N. García y E. González (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. Instituto de Biología-Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio, México, pp. 3-14. Disponible en <*http://www.mariposasmexicanas.com/docs/Artropodos_en_Mexico.pdf*>.

Llorente, J., L. Oñate, A. Luis e I. Vargas. 1997. *Papilionidae y Pieridae de México: distribución geográfica e ilustración*. UNAM, México.

Llorente, J.B., P. Koleff, H. Benítez y L. Lara, 1999. *Síntesis del estado de las colecciones biológicas mexicanas. Resultados de la encuesta: "Inventario y diagnóstico de la actividad taxonómica en México 1996-1998"*. Conabio, México.

Llorente, J., y L. Michán. 2000. El concepto de especie e implicaciones para el desarrollo de inventarios y estimaciones en biodiversidad. Memorias, RIBES, en F. Martín-Piera, J.J. Morrone y A. Melic (eds.), *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: Pribes-2000*. Monografías Tercer Milenio, SEA-CYTED, vol. 1, Zaragoza, pp. 87-96.

Llorente, J., y J. Castro. 2002. *Colecciones entomológicas en instituciones taxonómicas de Iberoamérica: ¿Hacia estrategias para el inventario de la biodiversidad?* Monografías Tercer Milenio, SEA-CYTED, vol. 2, Zaragoza, pp. 207-318, en <*http://www.mariposasmexicanas.com/docs/Llorente_Castro2002.pdf*>.

López-Ochoterena, E., y G. Casas-Andreu. 1991. Los biólogos en el SNI. *Ciencia y Desarrollo*, **16**: 101-114.

López-Wilchis, R. 2006. Especies y ejemplares de mamíferos mexicanos depositados en colecciones extranjeras, en *Colecciones mastozoológicas mexicanas*. Instituto de Biología, UNAM-AMMAC, México, pp. 111-120.

Lorenzo, C., E. Espinoza, M. Briones y F.A. Cervantes (eds.). 2006. *Colecciones mastozoológicas mexicanas*. Instituto de Biología, UNAM-AMMAC, México.

Lozoya, X. 1984. *Plantas y luces en México. La Real Expedición Científica a Nueva España (1787-1803)*. Ediciones del Serbal, Madrid.

Martínez, M. 1994. El sistema de centros SEP-Conacyt en México, en *Ciencia y tecnología en el umbral del siglo XXI*. Conacyt-Porrúa, México, pp. 17-42.

Michán, L. 2003. *Base de datos TaXMeXX*.

Michán, L., y J. Llorente (comps.). 1999. La taxonomía en

México en la segunda mitad del siglo XX; autores y revistas nacionales. *Publ. Doc. Mus. Zool. UNAM*, **3**:1-349.

Michán, L., y J. Llorente. 2002. Hacia una historia de la entomología en México, en J. Llorente y J.J. Morrone (eds.) *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos en México*, vol. III. Conabio-Ecosur-Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM-Bayer, México, pp. 3-52.

Michán, L., y J.J. Morrone. 2002. Historia de la taxonomía de Coleoptera en México: una primera aproximación. *Folia Entomol. Mex.* **41**:67-103.

Michán, L., y J. Llorente. 2003. La taxononía en México durante el siglo XX. *Publ. Esp. Mus. Zool. UNAM* **13**:1-250.

Michán, L., J. Llorente, A. Luis M., y D.J. Castro. 2005. Breve historia de la taxonomía de Lepidoptera en México durante el siglo XX. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* **29**:101-132, en <*http://www.mariposasmexicanas.com/docs/Revista_de_la_Academia_Colombiana.pdf*>.

Moreno, R. 1986. *Ensayos de historia de la ciencia y la tecnología en México*. UNAM, México.

Moreno, R. 1988. *La primera cátedra de botánica en México, 1788*. Instituto de Investigaciones Históricas, UNAM, México.

Moreno, R. 1989a. *Linneo en México, 1788-1798*. UNAM, México.

Moreno, R. 1989b. *La polémica del darwinismo en México en el siglo XIX*. UNAM, México.

Moreno, R. 1994. *Ciencia y conciencia en el siglo XVIII mexicano*. UNAM, México.

Navarro, A. 1994. La sistemática ornitológica en México: posibilidades y limitaciones, en J. Llorente e I. Luna. (comps.), *Taxonomía biológica*. Fondo de Cultura Económica, México, pp. 471-483.

Olaguíbel, M. 1889. *Memorias para una bibliografía científica de México en el siglo XIX*. Secretaría de Fomento, México.

Ortega, M., J.L. Godínez y G. Vilaclara. 1996. *Relación histórica de los antecedentes y orígenes del Instituto de Biología*. Instituto de Biología, UNAM, México.

Papavero, N., y J. Llorente (eds.). 1995. *Principia Taxonomica*, vol. 6. *Analogía y conceptos relacionados con el periodo pre-evolutivo*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Papavero, N., y S. Ibáñez. 2001. Contributions to a history of Mexican dipterology. Part. I. Entomologists and their works before the *Biologia Centrali-Americana*. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) **84**:65-173.

Papavero, N., y S. Ibáñez. 2003. Contributions to a history o Mexican dipterology. Part II. The *Biología Centrali-Americana*. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) **88**:143-232.

Papavero, N., y J. Llorente Bousquets (eds.). 2004. *Historia de la biología comparada, desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces*, vol. VII: el *Siglo de las Luces* (parte III). Las Prensas de Ciencias, UNAM, México.

Papavero, N., y J. Llorente Bousquets (eds.). 2005. *Historia del la biología comparada, desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces*, vol. VIII: el *Siglo de las Luces* (parte VI). Las prensas de Ciencias, UNAM, México.

Parra, P. 1903. La ciencia en México, en J. Sierra, *México, su evolución social*. Ballescá, México **1**:417-466.

Pérez, R. 2005. *Historia general de la ciencia en México en el siglo XX. Ciencia y Tecnología*. Fondo de Cultura Económica, México.

Pérez-Ponce de León, G. 1997. La taxonomía en México: el papel de la sistemática filogenética. *Ciencia* **48**:33-39.

Peterson, T., y V. Sánchez-Cordero. 1994. Nuevas ideas, nuevas metas y un estudio biológico nacional. *Rev. AIC* **20**: 23-26.

Poblett, M.M., y A.L. Delgado. 1992. *Cien viajeros en Veracruz: crónicas y relatos*, 11 vols., Veracruz en la cultura, encuentros y ritmos. Gobierno del Estado de Veracruz. Eón, México.

Ramírez-Pulido, J., y N. González-Ruiz. 2006. Las colecciones de mamíferos de México: origen y destino, en *Colecciones mastozoológicas mexicanas*. Instituto de Biología, UNAM-AMMAC, México, pp. 73-110.

Rzedowski, G.C., y J. Rzedowski (eds.). 2001 *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro.

Rzedowski, J., y R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contr. Univ. Michigan Herb.* **9**:1-123.

Rzedowski, J., y G.C. Rzedowski (eds). 1991-2007. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, fascículos 1 a 146. Instituto de Ecología, A.C., Pátzcuaro.

Saladino, A. 1990. *Dos científicos de la Ilustración hispanoamericana: J.A. Alzate y F.J. de Caldas*. UNAM-UAEM, México.

Saladino, A. 1996. *Ciencia y prensa durante la Ilustración latinoamericana*. Facultad de Humanidades, UAEM, México.

Saladino, A. 1998. *Libros científicos del siglo XVIII latinoamericano*. Facultad de Humanidades, UAEM, México.

Saldaña, J.J. 1992. Acerca de la historia nacional, en J.J. Saldaña (ed.), *Los orígenes de la ciencia nacional. Cuadernos de Quipu* **4**:9-54.

Saldaña, J.J., y M.C. Cuevas. 1999. La invención en México de la investigación científica profesional: el Museo Nacional, 1868-1908. *Quipu* **12**:309-332.

Salvin, C. 2000. *Un paraíso: diarios guatemaltecos, 1873-1874*. Plumsock Mesoamerican Studies, South Woodstuck (Vermont).

Salvin, O., y F.D. Godman (eds.). 1879-1915. *Biologia Centrali-Americana. Contributions to the knowledge of the fauna and flora of Mexico and Central America*, Porter and Dulau, Londres, en <*http://www.sil.si.edu/digitalcollections/bca/explore.cfm*>.

Sánchez, J. 1893. *Datos para la zoología médica mexicana. Arácnidos e insectos*. Secretaría de Fomento, México.

Sánchez, G., y E. Nomelí. 1996. *Las contribuciones michoacanas a la ciencia mexicana del siglo XIX.* Instituto de Investigaciones Históricas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.

Sánchez, G.P., y P. García de León (coords.). 2001. *Los científicos del exilio español en México.* Encuentros 8, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.

Sartorius, C.C. 1990. *México hacia 1850.* Estudio preliminar, revisión y notas de Brígida von Mentz. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes, México.

Sessé, M., y J.M. Mociño. 1893. *Plantas de la Nueva España,* Secretaría de Fomento, México.

Sessé, M., y J. M. Mociño. 1894. *Flora mexicana,* Secretaría de Fomento, México.

Smith, H.M. 1942. The publication dates of "La Naturaleza". *Lloydia* **5**: 95-96.

Soberón, J., y J. Llorente. 1993a. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Cons. Biol.* **7**: 480-488.

Soberón, J., y J. Llorente. 1993b. La Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* **44**: 3-17.

Soberón, J., J. Llorente y H. Benítez. 1996. An international view of national biological surveys. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **83**: 562-573.

Somolinos, G. 1971. *El doctor Francisco Hernández y la primera exploración científica de América.* SEP-Setentas, México.

Sosa, V., J.S. Flores, V. Rico-Gray, R. Lira y J.J. Ortiz. 1985. *Lista florística y sinónima maya. Etnoflora yucatanense,* vol. 1. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa.

Sosa, V., y A. Gómez-Pompa (comps.). 1994. *Lista florística. Flora de Veracruz,* Fasc. 82. Instituto de Ecología, A.C.-University of California, Riverside.

Trabulse, E. 1983. *Historia de la ciencia en México: estudios y textos, siglo XVI.* Fondo de Cultura Económica, México.

Trabulse, E. 1984. *Historia de la ciencia en México: estudios y textos, siglo XVII.* Fondo de Cultura Económica, México.

Trabulse, E. 1985a. *Historia de la ciencia en México: estudios y textos, siglo XVIII.* Fondo de Cultura Económica, México.

Trabulse, E. 1985b. *Historia de la ciencia en México: estudios y textos, siglo XIX.* Fondo de Cultura Económica, México.

Trabulse, E. 1989. *Historia de la ciencia en México: apéndices e índices.* Fondo de Cultura Económica, México.

Trabulse, E. 1999. El destino de un manuscrito. Tablas geográficas políticas del Reino de Nueva España de A. Humboldt. UNAM-Archivo General de la Nación-Universidad de Colima (CD).

Wiggins, I.L.1964. Flora of the Sonoran desert, en F. Shreve y I.L. Wiggins (eds.), *Vegetation and flora of the Sonoran desert,* vols. 1, 2. Stanford University Press, Stanford.

Wiggins, I.L.1980. *Flora of Baja California.* Stanford University Press, Stanford.

Zamudio, G. 1992. El jardín botánico de la Nueva España y la institucionalización de la botánica en México, en J.J. Saldaña (comp.), *Los orígenes de la ciencia nacional.* Sociedad Latinoamericana de Historia de la Ciencia y la Tecnología-UNAM, México.

8 Situación legal de la recolecta científica

AUTORES RESPONSABLES: Rolando Cañas Moreno • Rodrigo Ahuatzi Magaña • Miguel España Gómez • Jorge Soberón Mainero
REVISORES: Antonio Azuela de la Cueva • Diana Ponce Nava

Contenido

Cañas, R., R. Ahuatzi, M. España y J. Soberón. 2008. Situación legal de la recolecta científica, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 215-225.

Resumen

Se revisa la problemática jurídica relativa a los conocimientos sobre los componentes de la biodiversidad directamente relacionados con las muestras biológicas, tomando en cuenta los intereses, derechos y obligaciones de los grupos sociales que participan en la obtención y creación de dicho conocimiento, así como los distintos bienes jurídicamente tutelables.

La situación legal en materia de obtención de materiales biológicos, datos, información y conocimiento sobre la biodiversidad en México está todavía en una etapa incipiente, y existen grandes lagunas y zonas de indefinición o debate.

Para los temas en los que existe normatividad, la fragmentación institucional ha conducido a un amplio grado de superposición, no siempre coherente, entre las legislaciones forestal, pesquera, de vida silvestre y agrícola. Se destacan los principales avances y las tareas pendientes, como iniciar procesos de consulta con grupos indígenas y otros actores involucrados, para definir sus derechos de manera precisa.

8.1 Introducción

La legislación en torno al conocimiento de los componentes de la diversidad biológica, entendidos como el conjunto de especies y genes que contiene un sistema natural, fue hasta hace poco un pequeño y poco relevante subconjunto de la legislación sobre derechos de autor. Las publicaciones sobre taxonomía, sistemática, ecología, genética, etc., estaban protegidas por los mismos derechos que cualquier obra intelectual, definida dentro de los paradigmas jurídicos y culturales del mundo occidental; no existía mayor diferencia respecto a otras publicaciones de otras áreas de la ciencia. El inagotable universo de conocimientos y cuerpos conceptuales generados por los grupos rurales e indígenas de todo el mundo, al estar aislado de esos paradigmas, ha estado básicamente fuera, no solo de la protección jurídica de la legislación internacional (y con la excepción de algunos países asiáticos, de las nacionales), sino incluso fuera de las posibilidades de conceptualización teórica e institucional de las sociedades de la vertiente occidental del mundo.

El tema de la obtención de ejemplares y muestras, en verdad central e indispensable para el avance de la ciencia biológica occidental, se consideraba implícitamente de importancia secundaria, y si hace dos décadas se hubiera consultado a un jurista no especializado sobre la legalidad del acceso a muestras biológicas en el medio terrestre, probablemente hubiera considerado al Código Civil la única referencia pertinente. La legislación sobre la recolecta de muestras en el ámbito marino tiene una más larga historia jurídica. El Convenio de las Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar se empezó a negociar en 1973, fue ratificado por México el 18 de marzo de 1983, pero no entró en vigor hasta 1994. Este convenio contiene importantes elementos sobre la investigación científica y la recolecta de materiales biológicos en los fondos marinos, así como en las áreas y zonas patrimoniales. La influencia de este convenio se hace notar en la Ley de Pesca, publicada en el *Diario Oficial de la Federación* (DOF) el 26 de diciembre de 1986. En esta ley se definen el "aviso de recolección de pesca", los "permisos para recolectar" y las infracciones relativas. La actual Ley General de Pesca y Acuacultura Sustentables (DOF del 24 de julio de 2007) recoge estos elementos con algunos matices derivados tal vez de ideas provenientes del Convenio sobre la Diversidad Biológica (CDB).

Esta situación, que podría llamarse "Pre Convenio sobre la Diversidad Biológica", cambió radicalmente desde que se hizo evidente, en el ámbito internacional, que el *statu quo* protegía, *de facto*, la transferencia de conocimientos y en ocasiones de riquezas en un solo sentido: los materiales y muestras obtenidos de las tierras y predios propiedad de comunidades, tribus, pueblos o individuos se convertían en objetos depositados en las colecciones de los países del mundo occidental o en los museos bajo el control de científicos de los países coloniales o postcoloniales (Merson 2000), por lo que solo por excepción los campesinos o indígenas de cuyas tierras provenían los ejemplares se beneficiaban económica o culturalmente de la recolecta. Los productos de la creatividad humana derivados de esas muestras o de la información asociada a ellas acababan formando parte de publicaciones y cuerpos de conocimiento casi inaccesibles a los grupos sociales de cuyas tierras o con cuya ayuda se obtuvieron los datos. Cuando los productos obtenidos o el conocimiento asociado a ellos se comercializaban, solo excepcionalmente se compartía de manera equitativa el beneficio económico resultante.

Finalmente, desde hace unos 20 años una serie de sentencias judiciales de gran importancia permitieron en

Estados Unidos y en otros países del mundo occidental obtener patentes sobre las secuencias genéticas contenidas en los seres vivos y sobre bacterias (Moyer-Henry 2008). Esta enorme divergencia de la filosofía original sobre propiedad intelectual (que excluía los descubrimientos como conocimiento patentable) tiene profundas consecuencias sociales y económicas y fue tal vez la gota que derramó el vaso y que determinó el virulento y politizado proceso de negociación del CDB (McGraw 2002) y el hecho de que en la actualidad amplios grupos sociales que tradicionalmente no se habían interesado en los procesos de generación de datos y conocimientos científicos sean considerados interlocutores con intereses legítimos. Hoy, los científicos que obtienen muestras, los propietarios de los predios donde se obtienen, los campesinos o indígenas que a menudo poseen conocimientos de interés académico o comercial relacionado con ellas, las empresas biotecnológicas y los gobiernos nacionales se consideran interlocutores interesados (*stakeholders*) en la adquisición de materiales que históricamente carecían de otro interés que el académico.

Así, para entender la problemática jurídica relativa a los conocimientos[1] sobre los componentes de la biodiversidad directamente relacionados con las muestras biológicas, es indispensable identificar los diferentes intereses, derechos y obligaciones de los grupos sociales que participan en su obtención y en la creación de dichos conocimientos, así como los distintos bienes jurídicamente tutelables. La situación jurídica de la obtención de materiales biológicos en nuestro territorio nacional está todavía en estado incipiente, y existen grandes lagunas y zonas de indefinición o debate. Sin embargo, en algunos temas para los que sí existe normatividad, la fragmentación institucional al respecto ha conducido a un amplio grado de superposición, no siempre coherente, entre la legislación forestal, pesquera, de vida silvestre y agrícola. En este capítulo revisaremos esta temática desde la perspectiva de algunos de los principales avances y tareas pendientes.

8.2 Obtención de muestras

La base del conocimiento biológico son las muestras físicas, llamadas especímenes, que permiten tomar medidas morfológicas, extraer moléculas y en general proveer la base material para la construcción del edificio taxonómico que da sentido al conocimiento biológico mundial. Para obtener datos sobre cualquiera de los componentes de la diversidad biológica, hay que obtener muestras o medidas sobre el terreno, lo que normalmente requiere el acceso a predios (tierras nacionales, ejidos, comunidades, propiedades privadas, interior de cuevas, el subsuelo, los fondos continentales, etc.) y la obtención de muestras físicas dentro de esos predios. Se presenta así un primer problema: ¿a quién pertenecen las muestras? Las plantas que habitan los predios se consideran tradicionalmente "accesorios" de los mismos y, por tanto, propiedad de los dueños de tales predios. Por otro lado las plantas y otros organismos silvestres se consideran elementos naturales susceptibles de apropiación y, por ende, la Nación tiene en todo momento el derecho de regular su aprovechamiento para cuidar, entre otras cosas, su conservación, con base en el artículo 27 de la Constitución. En México diferentes leyes que tratan el tema de la recolecta de muestras biológicas (la Ley General de Vida Silvestre, la Ley General de Pesca y Acuacultura Sustentables y la Ley General de Desarrollo Forestal Sustentable) dan distinto tratamiento a los aspectos de la propiedad y otros derechos sobre los recursos naturales.

Más allá de estos derechos que se tratarán más adelante, un importante matiz en el tema de obtención de muestras es el del destino final o propósito de su obtención. Existen dos extremos en una gama casi continua: *1*] las muestras tienen como objeto realizar estudios básicos, de biología fundamental, carente en el corto plazo de interés comercial alguno. Ejemplos de esto son estudios taxonómicos, sistemáticos, ecológicos, biogeográficos, etc., realizados por académicos, estudiantes o incluso en ciertos casos aficionados. No existe beneficio ni propósito comercial directo de la extracción de muestras, los resultados de los estudios generalmente se publican en la literatura científica abierta y son, en general, de acceso público. Los beneficios privados para los investigadores se manifiestan casi exclusivamente en el avance de sus carreras académicas. Los beneficios públicos se manifiestan en el avance general del conocimiento biológico, del que puede decirse que en el largo plazo beneficia a la sociedad en su conjunto. Esta modalidad tiene cientos de años de tradición, es la base del conocimiento biológico, constituye el cimiento de la planificación para la conservación y el aprovechamiento sustentable de los recursos y se realiza principalmente por investigadores de instituciones públicas, aunque existen excepciones. Esta actividad y la percepción remota constituyen en nuestro país, por órdenes de magnitud, las mayores proveedoras de datos usados para la gestión de la biodiversidad por el sector público (Soberón y Peterson

2004); *2*] el otro extremo es el de la extracción de muestras con fines de prospección[2] comercial, la cual hace décadas requería no solo de muestras, sino de grandes volúmenes de materiales. En la actualidad, los avances de la biotecnología permiten, a menudo, que de pequeñas muestras se extraiga la información biológica de valor comercial. Frecuentemente los resultados de estos estudios se patentan, se mantienen como secretos industriales o en general se someten a alguna modalidad de protección intelectual que limita el uso público de ellos, es decir, en un sentido lato, se privatizan. Los beneficios privados derivados de este tipo de prospección pueden llegar a ser muy grandes (Ten Kate y Laird 2000; Newman *et al.* 2003), si bien es debatible exactamente qué tanto.[3] Los beneficios públicos en general se manifiestan cuando los productos comerciales benefician a algún sector de la sociedad, como puede ser el caso de los medicinales. Este tipo de obtención de muestras se realiza a menudo bajo contratos mercantiles con empresas farmacéuticas, agroindustriales, bioquímicas, etc., y puede darse el caso de que los mismos investigadores realicen recolectas de ambos tipos.

En medio de estos extremos hay algunas variantes importantes, en particular el caso del cambio de propósito, que se da cuando muestras originalmente obtenidas con fines académicos se utilizan comercialmente. Es también particularmente importante distinguir casos en los que el ejemplar biológico en sí es de valor (trofeos de caza, ciertas especies ornamentales) o cuando la información contenida en la muestra es el objetivo de la prospección.

Por todo lo anterior, un conjunto de problemas jurídicos sobre el conocimiento de la biodiversidad surge de la base del proceso de producción de conocimiento, que es la obtención de los datos crudos, las muestras biológicas. Las muestras de plantas pueden considerarse, desde la añeja tradición del derecho civil, accesorias de los predios donde crecen, y la legislación en materia forestal es expresa desde hace varias décadas en ese mismo sentido. Así, los propietarios o poseedores legítimos de los predios (sean personas físicas o morales, es decir, individuos, ejidos o comunidades, sociedades o asociaciones, el gobierno federal o los gobiernos locales) tienen, en principio, derechos de propiedad sobre las muestras vegetales. Sin embargo, como ya se mencionó, las distintas leyes tienen implicaciones diferentes sobre el problema de la propiedad de la muestra, y en particular el 27 constitucional establece la propiedad original del Estado sobre los recursos naturales y su facultad para limitar su uso. En la medida en que la jurisprudencia decida sobre si las muestras biológicas en sí, o las secuencias genéticas contenidas en ellas, son los "recursos naturales" a los que hace referencia el 27, se podrá ir aclarando este complicado punto, que ha entorpecido el avance de la legislación sobre este tema.

Al tratarse de elementos naturales que se encuentran en términos generales en aguas nacionales, el aprovechamiento pesquero se regula por medio de concesiones y autorizaciones propias del régimen de un bien de dominio público. Por su parte, la Ley General de Vida Silvestre (*DOF* del 3 de julio de 2000) llama la atención, como señala Martín Díaz (2000), por omitir intencionalmente la especificación de derechos patrimoniales básicos sobre los componentes de la biodiversidad y pronunciarse solamente en torno a un deber universal de conservar, no limitado a los propietarios o poseedores legítimos de los predios y, por otro lado, a derechos de aprovechamiento sustentable que sí le corresponden legalmente a éstos.

8.3 Conocimiento tradicional

Es muy frecuente que los investigadores, sobre todo en ciertas ramas de la botánica, la zoología y la ecología interroguen a los hasta no hace mucho llamados "informantes" locales, obteniendo así a menudo conocimiento preexistente sobre las muestras obtenidas o, en general, sobre el medio natural y el manejo que se hace de él por los grupos humanos arraigados al entorno físico de donde se obtienen las muestras. El avance de las etnociencias depende fundamentalmente de la participación de dichos "informantes". Sin embargo, como está bien establecido que el conocimiento de los grupos indígenas o campesinos puede aumentar en varios órdenes de magnitud la probabilidad de que un producto resulte de valor comercial (Newman *et al.* 2003), y como los conocimientos emanados de culturas diferentes de la occidental pueden tener sus propias reglas de divulgación —incluso constituir manifestaciones de lo sagrado— y, en general, se manejan con criterios muy diferentes de los de la cultura dominante en Occidente (Brush 1996; capítulo 17 de este volumen), existen en la actualidad códigos voluntarios de ética para realizar investigación en etnociencias. Con todo, dado el alto valor comercial del conocimiento asociado a ciertos productos naturales[4] es inviable mantenerse dentro del ámbito de códigos éticos no sancionados por el derecho. El Estado mexicano tiene la obligación de legislar sobre el acceso a los conocimientos tradicionales y, en particular, desarrollar, con la plena participación de los grupos generadores del conocimiento, ins-

trumentos jurídicos sobre regímenes *sui generis* de protección de su conocimiento biológico. Más aún, es indispensable lograr el reconocimiento internacional de estos regímenes *sui generis*, so pena de crear normas de derecho interno sin convalidación en otros sistemas jurídicos, incluyendo el interestatal.

De esta manera, el conjunto de problemas jurídicos relacionados con el conocimiento sobre la biodiversidad se relaciona con las formas no occidentales de conocer el entorno biológico y las posibilidades de su apropiación por actores extraños a las culturas originales, con fines comerciales o no (véanse vol. I, capítulos 16 y 17, y vol. II, capítulo 15). Estos intereses deben definirse incluyendo las axiologías e instituciones locales y no solamente aquellas provenientes de la vertiente cultural dominante y que esencialmente ignoran o desprecian los a veces muy complejos, ricos y diferenciados sistemas de conocimiento de los pueblos tradicionales. Por lo tanto, el tema de la legislación sobre los conocimientos tradicionales es muy complejo, lo que amerita un desarrollo especial en el capítulo 17 de este volumen.

8.4 Biotecnología

En los últimos 25 años la biotecnología ha avanzado de tal manera que el proceso de innovación y de creación de productos biotecnológicos de valor comercial se ha transformado de forma radical (Bolívar-Zapata 2004). Hasta hace poco el desarrollo de nuevas variedades vegetales, de nuevos procesos biotecnológicos, y en general la innovación sobre productos o procesos biológicos estaban previstos por la legislación sobre propiedad industrial, incluyendo los regímenes sobre variedades vegetales. El problema, sin duda centenario, pero de importancia casi anecdótica, del acceso ilegal a muestras biológicas de valor comercial, no formaba parte de la agenda internacional. La nueva biotecnología ha cambiado esto. En la actualidad, cada vez con más frecuencia, se da el caso de que el valor intrínseco de una muestra no reside en la posibilidad de extraer principios activos, o de beneficiar la muestra por algún proceso industrial, sino en la información, genética o de otros tipos, contenida en ella. Así, el valor no solo de la muestra sino de la bioprospección en sí es temporal, y radica en el componente intangible, susceptible de obtener una patente, de las secuencias genéticas contenidas en ella. Como resultado de lo anterior, existe la posibilidad, documentada en muchos casos [la llamada biopiratería (Gollin 2001)], de establecer alguna modalidad de propiedad intelectual sobre muestras obtenidas ilegalmente, o peor aún, sobre muestras que incluyan conocimientos tradicionales asociados.

Este es el tercer componente de la problemática jurídica respecto al conocimiento de la biodiversidad. Puesto que algunos resultados de la investigación científica y tecnológica pueden llegar a producir beneficios económicos privados, ¿de qué manera se deben repartir estos, y entre qué actores?; ¿se trata aquí de un simple asunto entre particulares?; ¿el Estado debe recibir una parte de los beneficios?; ¿debe mantenerse una participación estatal directa en el proceso de negociación entre los bioprospectores y los poseedores de los predios y de las muestras? Esta problemática en México está apenas mencionada en la legislación ambiental y constituye un faltante jurídico que ha generado la casi paralización de la actividad de bioprospección sobre la riquísima diversidad biológica de nuestro país. Aun cuando se ha documentado que algunas actividades de prospección sobre la biodiversidad basadas en conocimientos tradicionales continúan, la complejidad de instrumentar lo que está previsto en el Convenio sobre la Diversidad Biológica en este aspecto se refleja ya en la ausencia de solicitudes ante el gobierno federal mexicano para llevarlas a cabo e, incluso, de consentimiento informado previo por parte de las comunidades que han producido esos conocimientos y de quienes tendrían derechos sobre las muestras conforme a las distintas leyes. Las experiencias mexicanas sobre el tema empiezan a ser documentadas y analizadas, y existe todavía un amplio grado de controversia al respecto (Hayden 2003; Larson-Guerra *et al.* 2004; Ortiz-Monasterio 2006; Rosenthal 2006).

Finalmente hay que mencionar que el Instituto Nacional de Protección Industrial de México está adoptando tácitamente la jurisprudencia de Estados Unidos en cuanto a la posibilidad de patentar descubrimientos (Moyer-Henry 2008). En la visión de muchos mexicanos esto es un error, y la adopción de tal punto de vista no debe hacerse sin la necesaria transparencia que un proceso así amerita, y sin antes efectuar un amplio debate nacional que tome en cuenta los puntos de vista de todos los interesados.

8.5 Las respuestas jurídicas de México

Las principales leyes relacionadas con los problemas descritos anteriormente son la Ley General del Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente (*DOF* del 28 de enero

de 1988), la Ley General de Vida Silvestre (*DOF* del 3 de julio de 2000), la Ley General de Pesca y Acuacultura Sustentables (*DOF* del 26 de diciembre de 1986), la Ley General de Desarrollo Forestal Sustentable (*DOF* del 25 de febrero de 2003) y las leyes relacionadas con la propiedad intelectual (Ley Federal del Derecho de Autor, publicada en el *DOF* el 24 de diciembre de 1996) e industrial (Ley de la Propiedad Industrial, publicada en el *DOF* el 27 de junio de 1991). México cuenta también con legislación para regular la investigación científica en general en la Ley de Ciencia y Tecnología, que es reglamentaria de la fracción V del artículo 3° de nuestra Carta Magna, publicada en el *DOF* el día 5 de junio de 2002. Se trata de un instrumento jurídico que atiende la generalidad de la investigación científica de México y que no se refiere en lo particular a ninguno de los problemas específicos de la investigación o los conocimientos sobre biodiversidad, por lo que no tendrá aquí un tratamiento específico.

8.5.1 Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente (LGEEPA)

El sistema jurídico de México ha intentado influir directamente en la generación de conocimiento en general sobre recursos naturales, confiriendo atribuciones a las autoridades involucradas para fomentar y promover la investigación científica mediante el otorgamiento de estímulos de carácter económico. En este sentido opera la LGEEPA, que en el artículo 39 prescribe que la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, con la participación de la Secretaría de Educación Pública, deberá promover que las instituciones de educación superior y los organismos dedicados a la investigación e instituciones de investigación científica y tecnológica desarrollen planes y programas para la formación de especialistas en la materia en todo el territorio nacional y para la investigación de las causas y efectos de los fenómenos naturales.

El artículo 41 de esta ley señala, por su parte, la obligación tanto de las autoridades federales como de las entidades federativas para que en el ámbito de sus respectivas competencias fomenten las investigaciones científicas y promuevan programas para el desarrollo de técnicas y procedimientos que permitan aprovechar racionalmente los recursos y protejan los ecosistemas. Para dar cumplimiento a esta atribución, la ley de referencia prevé que las autoridades competentes celebren convenios con centros de investigación, instituciones del sector social y privado, investigadores y especialistas en la materia.

A la luz de las disposiciones citadas, dicho instrumento jurídico considera prioritarias para efectos del otorgamiento de los estímulos fiscales que se establezcan conforme a la Ley de Ingresos de la Federación las actividades relacionadas con la investigación que tenga por objeto el uso eficiente de recursos naturales. Pese a todo lo anterior, y con el antecedente de un convenio celebrado entre el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) y la Procuraduría del Medio Ambiente en 1996, no fue sino hasta el año 2002 cuando el Conacyt y la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat) suscribieron convenios que han permitido la asignación de recursos económicos orientados a la investigación aplicada en problemas de interés para el sector medioambiental. Estos convenios podrían considerarse también suscritos para dar cumplimiento a algunos preceptos de las leyes generales de Vida Silvestre y de Desarrollo Forestal Sustentable.

La LGEEPA en su artículo 80, fracción V, menciona que la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CONABIO, será la encargada de mantener un sistema nacional de información sobre biodiversidad, pero este artículo nunca fue reglamentado adecuadamente. El sistema de bases de datos que se ha creado en cumplimiento de este artículo se encuentra en <*www.conabio.gob.mx*>.

Por último, en lo que se refiere a recolecta científica y biotecnológica, esta ley establece una distinción (artículos 87 y 87 bis, que fueron añadidos a la LGEEPA en la reforma que apareció en el *DOF* el 3 de julio de 2000) correspondiente a los dos extremos antes mencionados, la recolecta con propósitos académicos y la realizada con propósitos de bioprospección. El primer caso está regulado[5] por las distintas leyes generales en materia de recursos naturales antes mencionadas, así como por la NOM-126-SEMARNAT-2000. En esencia, esta norma oficial mexicana establece especificaciones para toda recolecta con fines científicos que se realice en el territorio nacional: sentó las bases para dos modalidades de recolecta (por línea de investigación y por proyecto), para que haya representaciones de los especímenes objeto de esta actividad en colecciones científicas nacionales y para la presentación de informes sobre las actividades de recolecta científica. Sobre el segundo caso, la bioprospección, la LGEEPA señala la obligación de contar con el consentimiento informado previo del propietario o poseedor legítimo del predio donde ésta se realiza, así como de la repartición equitativa de los beneficios que se deriven o puedan derivarse, lo cual complementa al Convenio sobre la Diversidad Biológica. Sin embargo, tanto la reco-

lecta con fines de utilización en biotecnología, como el cambio de recolecta, de fines científicos a un objeto comercial, forman parte todavía de un ámbito jurídico no regulado adecuadamente que se ha convertido en un serio obstáculo para lograr que los avances de la biotecnología permitan a nuestro país beneficiarse más ampliamente del inmenso acervo biológico y cultural existente en nuestro territorio o para proteger los derechos e intereses de comunidades indígenas y propietarios campesinos.

8.5.2 Ley General de Vida Silvestre (LGVS)

A diferencia de lo que sucede con la LGEEPA y la Ley General de Desarrollo Forestal Sustentable, la Ley General de Vida Silvestre (última reforma en el *DOF* del 26 de enero de 2006) prevé expresamente que para la ejecución de los instrumentos de política ambiental que la integran deberá incluir la aplicación del conocimiento científico, técnico y tradicional disponibles (artículo 5°, sección III), como base para el desarrollo de las actividades relacionadas con la conservación y el aprovechamiento sustentable de la vida silvestre. Lo anterior es lo más cercano que existe en el marco jurídico mexicano a un reconocimiento, desde el derecho, de la importancia de los insumos que la ciencia pudiera aportar en materia de biodiversidad. De ahí que el compromiso que entraña esta ley sea distinto al de las otras leyes en la materia y que sus prescripciones, aunque similares, impliquen una dimensión más trascendental. Así, la LGVS ordena dos aspectos importantes: *1*] que corresponde al gobierno federal la promoción del desarrollo de proyectos, estudios y actividades encaminados a la investigación sobre la vida silvestre, para el desarrollo del conocimiento técnico y científico y el fomento de la utilización del conocimiento tradicional, y *2*] que las distintas dependencias competentes deben promover el apoyo de proyectos y el otorgamiento de reconocimientos y estímulos que contribuyan al desarrollo de conocimientos e instrumentos para la conservación y el aprovechamiento sustentable de la vida silvestre y su hábitat.

Subsistema Nacional de Información sobre la Vida Silvestre

Con el propósito de sistematizar y albergar toda la información generada en torno a las especies que subsisten sujetas a los procesos de evolución natural y sus hábitats, la LGVS integra en su artículo 49 al Subsistema Nacional de Información sobre la Vida Silvestre, el cual tendrá por objeto registrar, organizar, actualizar y difundir la información relacionada con la conservación y el aprovechamiento sustentable. Cabe mencionar que este sistema, bajo la responsabilidad de la Dirección General de Vida Silvestre de la Semarnat, está implementado parcialmente y aún no es de acceso público abierto.

Recolecta científica

La LGVS (artículos 97 y 98) ha desarrollado lo previsto por el artículo 87 de la LGEEPA en los términos que se derivaron del importante proceso de consulta y discusión llevado a cabo para la norma en materia de recolecta científica, dando con sus disposiciones un fundamento legal expreso a las especificaciones comentadas en el apartado anterior. En congruencia con esto y con la propia lógica de esta ley, en ella se establece que para la recolecta de ejemplares, partes y derivados de vida silvestre con fines de investigación científica y con propósitos de enseñanza se requiere autorización de la Secretaría y se llevará a cabo con el consentimiento previo, expreso e informado del propietario o poseedor legítimo del predio en donde ésta se realice. Se señala expresamente que tal autorización no ampara aprovechamientos con fines comerciales ni de utilización en biotecnología, los cuales se deberían regir por las disposiciones especiales que resulten aplicables (aún no promulgadas). La LGVS señala que las autorizaciones de recolecta con fines científicos o de enseñanza serán otorgadas sólo cuando no se afecte con ella la viabilidad de las poblaciones, especies, hábitats y ecosistemas y, no obstante que ni en esta ley ni en su reglamento se pide a los interesados estudios de poblaciones para autorizarla, esta disposición sería fundamento de una negativa en este sentido en caso de contar con información que lo sustentara.

8.5.3 Ley General de Desarrollo Forestal Sustentable (LGDFS)

A pesar de que no se han encontrado razones técnicas o jurídicas contundentes para excluir de las prescripciones de la Ley General de Vida Silvestre a los recursos forestales, por cuestiones del desarrollo de la industria el Congreso consideró que debía mantenerse la separación normativa entre ambas materias, aun cuando el texto de la LGDFS se encuentra notablemente inspirado en varios aspectos en la LGVS. Respecto al modo de regular la actividad científica, por un lado tenemos disposiciones cuyo objeto es promover y fomentar la investigación científica y por otro las que tienen como finalidad limitar la activi-

dad científica realizada con los recursos forestales, estableciendo los requisitos administrativos para obtener la autorización necesaria para realizarla.

En este tenor, a la manera de las leyes descritas anteriormente, la Ley General de Desarrollo Forestal Sustentable establece en su artículo 3°, como uno de los objetivos específicos de la misma, el fomentar la cultura, la educación, la capacitación y el desarrollo tecnológico forestal. A partir de la delimitación de este objetivo, dicha ley aborda el tema utilizando los mecanismos arriba mencionados de la siguiente manera:

Sistematización del conocimiento generado

Toda la información que se genere a raíz de investigación y desarrollo tecnológico en materia forestal deberá ser incorporada al Sistema Nacional de Información Forestal, el cual debería constituir la principal fuente de consulta sobre el tema forestal en México. El Sistema puede consultarse en internet (Conafor 2008).

Autorización para recolecta científica

Tal como sucede en la LGVS, la recolecta y el uso de recursos biológicos forestales con fines de investigación requiere autorización por parte de la Semarnat, aunque en esta ley se trata conjuntamente de la recolecta con fines biotecnológicos que la primera excluye. La LGDFS establece que, cuando la recolecta se realice por entidades públicas de los distintos órdenes de gobierno o por el dueño del recurso, bastará con que se presente un aviso ante la Secretaría ajustándose a la Norma Oficial Mexicana correspondiente y acreditando que se cuenta con el consentimiento del propietario forestal.

El consentimiento informado previo y la disponibilidad de resultados de la investigación se aplica también en esta ley a la recolecta científica.

La LGDFS prevé en su artículo 102 que las recolectas y usos con fines comerciales o científicos de los recursos biológicos forestales deberán reconocer los derechos de las comunidades indígenas a la propiedad, conocimiento y uso de las variedades locales, y que el registro y certificaciones de los recursos genéticos forestales o de formas modificadas de las mismas, así como las patentes obtenidas por personas físicas o morales, serán jurídicamente nulos sin dicho reconocimiento.

Finalmente, esta ley también establece en su artículo 106 que la recolecta con fines de investigación, en áreas que sean el hábitat de especies de flora o fauna silvestres endémicas, amenazadas o en peligro de extinción, deberá hacerse de manera que no se alteren las condiciones necesarias para su subsistencia, desarrollo y evolución.

8.5.4 Ley General de Pesca y Acuacultura Sustentables (LGPAS)

Históricamente la actividad pesquera ha incluido una subactividad, llamada "pesca de fomento", que se considera propiamente relacionada con la investigación científica, definida como la pesca que se realiza con fines de investigación, exploración, experimentación, conservación, evaluación de los recursos acuáticos, creación, mantenimiento y reposición de colecciones científicas y desarrollo de nuevas tecnologías. Dentro de la pesca de fomento se regula la obtención de muestras y especímenes de interés pesquero. Desafortunadamente, el universo taxonómico de interés pesquero está definido de una manera tan amplia que lo convierte *de facto* en inoperante. En efecto para esta ley, en su artículo 3°, como en la anterior Ley de Pesca, todas las especies de flora y fauna cuyo medio de vida total, parcial o temporal es el agua, están sujetas a sus prescripciones: así, las libélulas, los mosquitos, los patos y gansos y una infinidad de grupos taxonómicos que nunca han aparecido ni probablemente aparecerán en la Carta Nacional Pesquera podrían regularse conforme a esta ley.

Por otro lado, el hecho de que la nueva ley en materia pesquera mantenga una definición de la pesca de fomento que mezcla la investigación científica con otras actividades más relacionadas con fines comerciales, da lugar a una complejidad innecesaria y se presta a abusos en la utilización de los permisos. Por ejemplo, la recolecta con fines acuarísticos es una de las principales causas de amenaza para muchas especies marinas consideradas ornamentales. Asimismo, para la obtención, por extranjeros, de permisos de recolecta de ejemplares de especies acuáticas, se establece la participación de las secretarías de Marina y de Relaciones Exteriores. El proceso complicado y burocratizado de solicitar opiniones por conducto de la Secretaría de Relaciones Exteriores, de no modificarse y hacerse más eficiente, puede continuar desestimulando la investigación y la cooperación científica. El papel de la Secretaría de Relaciones Exteriores es más natural en lo que se refiere al seguimiento de los compromisos internacionales sobre los temas específicos en biodiversidad, y menos en lo relativo a registrar u opinar sobre temas para los cuales otras dependencias federales cuentan con oficinas especializadas.

8.6 Conclusiones sobre el marco jurídico ambiental del conocimiento científico

En México las leyes de carácter general que asignan competencias en materias relacionadas con la obtención de muestras de elementos de la biodiversidad se conforman por la LGEEPA, la LGVS, la LGDFS y la LGPAS. En ellas se utilizan como principales mecanismos para abordar la actividad científica y la generación de conocimiento en torno a la biodiversidad, los siguientes:

a] los que establecen facultades de promoción y estímulos a la investigación científica o al desarrollo tecnológico, cuya finalidad es crear condiciones favorables para la investigación científica en la materia; *b*] los que generan conocimiento científico directamente para ser aplicado en definiciones establecidas en leyes y normas oficiales mexicanas, y *c*] los que tienen como finalidad crear un acervo de información generada en torno a la biodiversidad, como el caso del Subsistema Nacional de Información de la Vida Silvestre o del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad.

A este aparato normativo tendiente a apoyar la generación de conocimiento científico se enfrentan como contrapeso distintas disposiciones en dichas leyes generales, que recogen el principio de prevención para que las autoridades actúen para proteger el equilibrio ecológico, aun cuando no se tenga certeza científica en alguna materia determinada. Consideramos que este principio también puede funcionar como estímulo para el desarrollo del conocimiento científico en áreas donde no se cuente con evidencia suficiente y el principio precautorio haya sido usado. Por otra parte, todas las leyes relacionadas con la protección de los derechos de autor y, cada vez más, las leyes relacionadas con la propiedad industrial, incluyendo la legislación internacional, se han convertido en relevantes para los investigadores científicos.

El sistema jurídico mexicano en materia de datos, información y conocimientos sobre la biodiversidad está todavía en una etapa incipiente. La única actividad que está legislada (con defectos) es la recolecta con propósitos científicos. Existen grandes temas no regulados jurídicamente que estorban la actividad productiva dejando en la indefinición, por ejemplo, a la prospección biotecnológica, lo cual, por un lado, impide a las instituciones públicas mexicanas realizar investigación con una orientación hacia la solución de problemas de importancia nacional o hacia el avance de la ciencia básica, y por otro, a las comunidades indígenas, campesinas y a los propietarios privados, no les garantiza la certidumbre jurídica de que sus derechos están adecuadamente tutelados. Esto trae como resultado que la inmensa ventaja comparativa constituida por la diversidad biológica de México se mantenga aislada de los gigantescos avances de la ciencia biotecnológica (Soberón y Golubov 2004), a diferencia de lo que pasa en China, Malasia o India.

La enorme superposición entre las regulaciones sobre la pesca, la actividad forestal y la conservación y el aprovechamiento de la vida silvestre crea gran confusión e ineficacia jurídica, no solo por la fragmentación interinstitucional y la competencia por el ejercicio de las facultades que se derivan, lo cual finalmente se ha resuelto de manera parcial en la práctica mediante acuerdos tácitos sobre el "reparto taxonómico" de las jurisdicciones, sino porque corresponde a visiones distintas sobre los problemas jurídicos fundamentales, como el de la propiedad sobre los especímenes o las secuencias genéticas contenidas en ellos. Por otra parte, esta situación en la práctica implica que un recolector solicite el permiso previsto en la ley que considere más conveniente para sus propios fines. En un plazo inmediato sería muy conveniente abrir una discusión profunda a este respecto y quizá esta terminara en una codificación de las diferentes legislaciones sobre las especies vivas que se encuentran en México; en este sentido parecería que la Ley General de Vida Silvestre constituye el instrumento adecuado y el espacio jurídico propicio para culminar esta codificación.

Por otra parte, es imperativo reiniciar el proceso de consulta con los grupos indígenas de México para desarrollar los sistemas *ad hoc* que hagan falta a fin de asegurar que sus derechos se protejan y que se establezcan las ligas necesarias con los sistemas occidentales de protección industrial, de manera que satisfagan a todos los actores y en particular a los grupos indígenas, como se discute en el capítulo 17 de este volumen. La actividad biotecnológica basada en especímenes o muestras obtenidas en el territorio nacional está todavía en un estado casi total de indefinición jurídica.

Notas

1 Las diferentes culturas del mundo generan diferentes tipos de conocimientos sobre su medio ambiente. Desde hace décadas resulta claro que además del sistema de conocimiento de la ciencia occidental, que por principio trata de ser de validez global, existen otros, creados por diversas culturas loca-

les y que en múltiples ocasiones constituyen cuerpos de conocimientos de alto valor práctico y a menudo organizados mediante sistemas conceptuales altamente complicados.

2 En materia ambiental, los términos prospección y bioprospección se refieren a la exploración de la biodiversidad para encontrar recursos genéticos o bioquímicos con valor comercial. En algunas ocasiones ha sido vista como una herramienta poderosa para la conservación (Reid *et al.* 1993). Para algunos grupos ambientalistas, bioprospección es sinonónimo de biopiratería. Estrictamente hablando, biopiratería sería la bioprospección sin contar con los permisos legales y el consentimiento previo e informado de los poseedores de los recursos.

3 El uso propagandístico e indiscriminado de términos como "oro verde", para referirse a la biodiversidad, o "biopiratería" para referirse a cualquier actividad, legal o no, de acceso a especímenes, ha llevado a la creencia generalizada de que se está despojando de grandes fortunas a los pueblos indígenas. La información dura muestra que la realidad es más compleja y menos alarmante: es verdad que existen casos de despojo y acceso ilegal a muestras o conocimientos, y ciertamente el potencial industrial o médico de muchos grupos taxonómicos y de las culturas asociadas a algunos de ellos es real. Pero la creencia de que estamos a la mitad de un masivo proceso de transferencia de riquezas del sur biodiverso al norte industrial no tiene fundamento empírico.

4 Es muy difícil saber cuántas especies biológicas tienen asociado algún conocimiento tradicional. En México, país no solamente rico en cultura indígena y campesina, sino con una larga tradición de estudios etnobiológicos, hay listados de unas 4 000 especies de plantas con conocimiento asociado. Se estima que el total de plantas vasculares en nuestro país es de alrededor de 30 000, por lo que solo de casi 15% de ellas se ha registrado alguna información tradicional. Los listados de especies animales están incompletos, pero las especies descritas son alrededor de 70 000. Probablemente la cantidad real sea unas diez veces mayor. Los listados de especies animales con conocimiento tradicional asociado son una fracción de los de las plantas, así que en México tal vez menos de 1% de las especies animales tengan conocimiento tradicional asociado. La verdadera frontera está en grupos como hongos, bacterias, nemátodos, ácaros y otros similares que no solamente son hiperdiversos, sino inconspicuos y en buena parte desconocidos para la humanidad.

5 Con la precariedad jurídica que comparten la mayoría de las normas oficiales mexicanas por tratarse de normas administrativas que, conforme a diversos criterios jurisdiccionales, exceden en su objeto la competencia que las fundamenta.

Referencias

Bolívar, F. (ed. y comp.). 2004. *Fundamentos y casos exitosos de la biotecnología moderna*. Academia Mexicana de Ciencias-El Colegio Nacional-Conacyt-Instituto de Biotecnología, UNAM-Cibiogem, México.

Brush, S.B. 1996. Whose knowledge, whose genes, whose rights?, en S.B. Brush y D. Stabinsky (eds.), *Valuing local knowledge: Indigenous people and intellectual property rights*, Island Press, Washington, D.C., pp. 1-21.

Díaz Díaz, M. 2000. El aprovechamiento de los recursos naturales. Hacia un nuevo discurso patrimonial. *Revista de Investigaciones Jurídicas* **24**: 91-172.

Conafor. 2008. Sistema Nacional de Información Forestal (SNIF), en <*http://148.223.105.188:2222/snif_portal/index.php*> (consultada en marzo de 2008).

Gollin, M. 2001. Biopiratería: La perspectiva legal, en <*http://www.actionbioscience.org/esp/biodiversidad/gollin.html*>

Hayden, C. 2003. *When nature goes public: The making and unmaking of bioprospecting in Mexico*. Princeton University Press, Princeton.

McGraw, D. 2002. The CBD-key characteristics and implications for implementation. *RECIEL* **11**: 17-28.

Merson, J. 2000. Bio-prospecting or bio-piracy: Intellectual property rights and biodiversity in a colonial and postcolonial context. *Osiris* **15**: 282-296.

Moyer-Henry, K. 2008. Patenting Neem and Hoodia: Conflicting decisions issued by the opposition board of the European Patent Office. *Biotechnology Law Report* **1**: 1-10.

Newman, D.J., G.M. Cragg y K.M. Snader. 2003. Natural products as sources of new drugs over the period 1981-2002. *Journal of Natural Products* **66**: 1022-1037.

Larson-Guerra, J., C. López-Silva, F. Chapela, J.C. Fernández-Ugalde y J. Soberón. 2004. Mexico: Between legality and legitimacy, en S. Carrizosa, S.B. Brush, B.D. Wright y P. McGuire (eds.), *Accessing biodiversity and sharing benefits: Lessons from implementing the Convention on Biological Diversity*. IUCN Environmental Policy and Law Paper No. 54, IUCN-The World Conservation Union, Gland, pp. 124-152.

Ortiz-Monasterio, A. 2006. ¿Entre la espada y la pared? Conocimiento indígena y bioprospección en México. *Ciencias* **83**: 42-52.

Reid, W., S.A. Laird, R. Gámez, A. Sittenfeld, D.H. Janzen *et al.* 1993. A new lease on life, en W. Reid, S.A. Laird, C.A. Meyer, R. Gámez, A. Sittenfeld *et al. Biodiversity prospecting: Using genetic resources for sustainable development*. World Resources Institute, Washington, D.C, pp. 1-52.

Rosenthal, J.P. 2006. Politics, culture, and governance in the development of prior informed consent in indigenous communities. *Current Anthropology* **47**: 119-142.

Soberón, J., y J. Golubov. 2004. Biotecnología y biodiversidad, en F. Bolívar (ed. y comp.), *Fundamentos y casos exitosos de la biotecnología moderna.* Academia Mexicana de Ciencias-El Colegio Nacional-Conacyt-Instituto de Biotecnología, UNAM-Cibiogem, México, pp. 299-316.

Soberón, J., y A.T. Peterson. 2004. Biodiversity informatics: Managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 689-698.

Ten Kate, K., y S. Laird. 2000. Biodiversity and businesss: Coming to terms with the "grand bargain". *International Affairs* **76**: 241-264.



9 La diversidad en el pasado

AUTORES RESPONSABLES: Joaquín Arroyo-Cabrales • Ana Luisa Carreño • Socorro Lozano-García • Marisol Montellano-Ballesteros
COAUTORES: Sergio Cevallos-Ferriz • Eduardo Corona • Luis Espinosa-Arrubarrena • Ana Fabiola Guzmán • Susana Magallón-Puebla • Dante J. Morán-Zenteno • Edna Naranjo-García • María Teresa Olivera • Óscar J. Polaco • Susana Sosa Nájera • Miguel Téllez-Duarte • Rosa Elena Tovar-Liceaga • Lorenzo Vázquez-Selem
AUTORES DE RECUADROS: mismos autores responsables y coautores
REVISORES: Gloria Alencáster Ybarra • María del Carmen Perrilliat • Francisco Sour Tovar

Contenido

Recuadros

Arroyo-Cabrales, J., A.L. Carreño, S. Lozano-García, M. Montellano-Ballesteros *et al.* 2008. La diversidad en el pasado, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 227-262.

Resumen

El capítulo trata sobre el origen y la evolución de las provincias biogeográficas del país que experimentaron los mayores cambios durante el Neógeno (23.5 a 1.75 millones de años). Se hace hincapié en la duración e intensidad de los eventos geológicos involucrados como elementos generadores de cambios en los patrones de origen, distribución, endemismo y extinción de las especies. Como evento de importancia por su impacto en el territorio mexicano se considera la formación del Puente de Panamá. Esta síntesis, básicamente terrestre, concentra el mejor registro paleontológico de los últimos dos millones de años; sin embargo, no abarca la paleodiversidad total o real debido a sesgos como el taxonómico y la falta de prospección en el resto del país. A pesar de ello es posible, con base en algunas localidades, apreciar las consecuencias de los cambios climáticos ocurridos durante las glaciaciones sobre la composición de la biota.

9.1 Introducción

México cuenta con localidades fosilíferas que abarcan desde el Precámbrico (*ca.* 560 millones de años) hasta el Holoceno. Debido a la historia geológica del país y a la naturaleza del registro fósil existen periodos que están mejor representados, ambientes que aparecen con mayor frecuencia que otros y grupos biológicos con un registro muy abundante, mientras que en otros éste es escaso o nulo.

No se tiene un registro fósil marino y terrestre que muestre la riqueza biológica de México en los últimos 20 000 años —con excepción del medio lacustre— como referencia para entender la diversidad actual; por ello, se amplió el intervalo hasta el Plioceno-Pleistoceno y, solo en los casos en los que el registro es escaso, como en el ambiente marino, el lapso se consideró hasta hace siete millones de años, época que cuenta con referencias asociadas a líneas de costa.

El lector encontrará varios listados que corresponden a los hallazgos paleontológicos que, para el intervalo considerado en este capítulo, se tienen registrados en las colecciones geográficas de referencia y que representan parcialmente la riqueza de la paleodiversidad en nuestro país para esos momentos geológicos en particular. Además, se incluyen dos localidades famosas: una marina, Tepexi de Rodríguez, Puebla, y una continental, Simojovel, Chiapas, ambas mucho más antiguas que el límite arriba establecido, pero con las que se ha querido mostrar, a guisa de ejemplo, la forma en que estos yacimientos extraordinarios proporcionan información valiosa de la vida en el pasado, aunque de forma sesgada debido a la naturaleza propia del registro fósil.

México es un país con muchas áreas aún inexploradas. Restan por estudiar numerosos aspectos de las biotas del pasado como su diversidad, tipo de cambios, distribución geográfica y relaciones entre ellas. Los estudios futuros deberán proporcionar un entendimiento más claro del Pleistoceno y de las dinámicas involucradas en las extinciones y en la fundación del Holoceno para comprender los escenarios del cambio climático global.

9.2 Marco geológico

Las mayores cadenas montañosas que se formaron en México desde el final del Cretácico (~80 millones de años, Ma), pero sobre todo durante el Paleógeno (65 a 23.5 Ma) y el Neógeno (23.5 a 1.75 Ma), experimentaron diversas historias dinámicas, a gran escala, determinadas por las interacciones tectónicas y magmáticas ocurridas en los límites de placas que convergen en el entorno de México (Morán-Zenteno 1994). Las más importantes provincias fisiográficas conformadas por procesos geológicos ocurridos en la era Cenozoica (de 65 Ma al presente) se muestran en la figura 9.1. Entre las más extensas se encuentran las provincias Golfo de California, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Sierras y Cuencas de Coahuila y Chihuahua, Mesa Central, Faja Volcánica Transmexicana, Llanura Costera del Golfo de México y Península de Yucatán, Sierra de La Giganta, Sierra de Juárez y Sierra Madre de Chiapas. Los procesos que definieron la evolución y la configuración de estas provincias varían desde la apertura incipiente de cuencas oceánicas (Golfo y Península de California), hasta apilamientos volcánicos en zonas de magmatismo de arco (Faja Volcánica Transmexicana). Otros procesos incluyen la deformación por compresión, el acortamiento horizontal y el fallamiento lateral en la Sierra Madre de Chiapas y la emersión de planicies que previamente pertenecían a plataformas marinas como las franjas litorales de la llanura costera del Golfo de México y la plataforma de Yucatán.

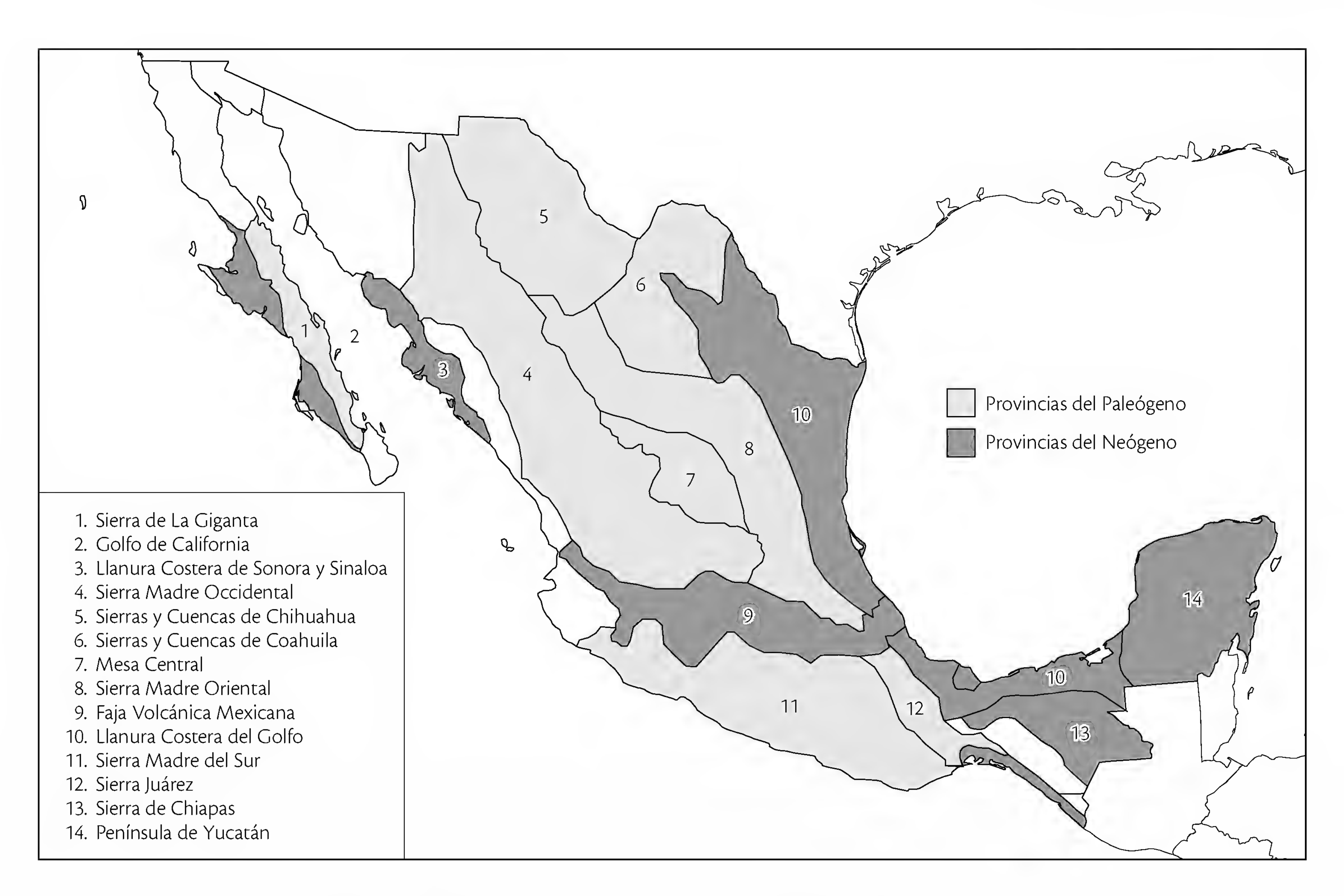


Figura 9.1 Principales provincias fisiográficas de México que experimentaron cambios significativos en su relieve o configuración durante el Cenozoico.

Las provincias que han sufrido mayores cambios en su configuración o perfil de relieve durante el Neógeno o el Cuaternario (1.75 Ma al presente) son las de Golfo de California, Sierra de La Giganta, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra de Chiapas, Llanura Costera del Golfo y Península de Yucatán. Otras provincias menos extensas, representadas por planicies, como Cuenca de Vizcaíno-Purísima, Llanura Costera de Sonora-Sinaloa y Llanura Costera de Tehuantepec, se desarrollaron por procesos de sedimentación costera y retroceso de las líneas de costa. Las cadenas montañosas, como la Sierra Madre Oriental, la Occidental y la del Sur, que se formaron en el Paleógeno, experimentaron en el Neógeno procesos graduales de levantamiento y erosión con perfiles de relativa quietud tectónica.

9.2.1 Golfo de California

Su formación presenta las etapas siguientes (Helenes y Carreño 1999): *1*] Mioceno temprano (22 Ma), comienzo del fallamiento de transcurrencia debido a la interacción de las placas del Pacífico y de Norteamérica, causando el hundimiento acelerado en la provincia del Borde Continental y algunas áreas adyacentes, que coincide con una elevación global del nivel del mar; *2*] Mioceno medio (12 Ma), migración del fallamiento normal y de transcurrencia hacia el oriente, originando hundimiento en el área norte del Golfo de California, donde se depositaron sedimentos marinos, mientras en las regiones central y sur del actual Golfo de California se acumulaban depósitos volcánicos relacionados con la extensión continental; *3*] Mioceno tardío (8 Ma), la margen occidental de la península cambió a un régimen de compresión tectónica leve, mientras que el norte del golfo contenía una cuenca marina. El área central del golfo continuó recibiendo depósitos volcánicos, mientras que el bloque de Los Cabos acumulaba sedimentación marina semejante a los depósitos de la margen occidental de Nayarit, Jalisco y Michoacán; *4*] a partir del Plioceno (5 Ma), el Golfo de California se desarrolló por fallamiento dextral y expansión, y desde entonces presenta casi su configuración actual.

9.2.2 Sierra de La Giganta

Se extiende a lo largo de la costa del Golfo de California y constituye la principal prominencia orográfica del sur de la península. La sierra se forma como resultado del apilamiento de rocas volcánicas que en parte coincide con la apertura del Golfo de California durante el Neógeno (comenzando hace 23 a 20 Ma). La sierra está constituida principalmente por rocas de arco magmático (andesitas) originadas durante el proceso de subducción de la placa Farallón ocurrido alrededor de 12 Ma. En la parte superior de la sucesión volcánica se encuentran ya manifestaciones de volcanismo diferente asociado al proceso de extensión que dio origen al Golfo de California

9.2.3 Faja Volcánica Transmexicana

El establecimiento de una franja de volcanismo dominantemente máfico y andesítico de orientación regional E-W en el centro de México comienza hace aproximadamente 20 Ma, acompañada del desarrollo de un arreglo complejo de estructuras de deformación de desplazamiento lateral y de extensión. El apilamiento de grandes espesores de lava y piroclastos propició que la altitud de la zona fuera creciente, induciendo la transformación de sistemas de drenaje regionales y del hábitat —cuyo clima pasó a ser dominantemente templado—, con variaciones relacionadas con cambios climáticos globales. En las zonas de extensión tectónica se desarrollaron cuencas de acumulación volcano-sedimentaria, destacando en la zona occidental las depresiones correspondientes a los grábenes de Tepic-Zacoalco, Chapala y Colima (Demant 1981), mientras que en la zona central sobresalen la depresión de la cuenca de México y el graben de Acambay. Entre las principales franjas de edificación volcánica, durante el último millón de años, se encuentran los alineamientos de estratovolcanes, Ceboruco-Tequila-San Juan-Sangangüey, Nevado de Colima-Volcán de Fuego, Sierra Nevada (Iztaccíhuatl-Popocatépetl) y Cofre de Perote-Pico de Orizaba. Dentro de los campos volcánicos monogenéticos destacan los de Michoacán y Guanajuato y el de la Sierra de Chichinautzin. Estos campos se construyeron principalmente durante los últimos 50 000 años y su origen tectónico no está claramente comprendido, aunque es evidente el efecto de éstos sobre la distribución de flora y fauna.

9.2.4 Sierra Madre de Chiapas

Es una provincia de pliegues y fallas de desplazamiento lateral muy activa tectónicamente desde el Mioceno. Está representada por una franja de pliegues y fallas inversas de orientación noroeste-sureste a la que están asociadas fallas regionales de desplazamiento lateral izquierdo con una orientación que varía de noroeste a este-oeste. Las rocas deformadas son acumulaciones marinas y continentales que varían en edad desde el Cretácico hasta el

Recuadro 9.1 El ámbar de Simojovel, Chiapas

El ámbar es una resina fósil que procede de una especie de leguminosa del género *Hymenaea* que al parecer vivía en condiciones tropicales en un bosque mixto húmedo del Oligoceno-Mioceno, próximo al Mar Caribe. Fue utilizado por las civilizaciones mesoamericanas como adorno e incienso; a finales del siglo xix se dio a conocer en el medio científico y desde finales de los años cincuenta y principios de los sesenta se empiezan a estudiar formalmente los invertebrados que se han encontrado en ámbar. De acuerdo con Engel (2004), en la fauna de artrópodos incluidos en ámbar están representadas un total de 176 [*sic*] familias: una de crustáceos, dos de miriápodos, 31 de arácnidos y 141 de insectos; se han descrito 120 especies, 89 de ellas de insectos, de las cuales 11 especies se encuentran en la fauna moderna, hecho que debe ser revisado ya que resulta poco probable que una especie de artrópodo tenga una longevidad de casi 25 millones de años. Por el contrario, los taxa identificados en el ámbar de Simojovel pertenecen a géneros actuales o bien a géneros extintos que están cercanamente relacionados con sus contrapartes actuales.

La fauna hallada en el ámbar de Simojovel y de República Dominicana es importante ya que proporciona información sobre la antigüedad de los géneros actuales, y para los estudios de relaciones filogenéticas y de análisis biogeográficos. Recientemente se notificó la presencia en ámbar de una pequeña rana asignada al género *Craugastor*, también presente en República Dominicana.

Oligoceno, siendo el ámbar de Simojovel uno de los ejemplos más notorios de la diversidad de este último periodo (recuadro 9.1). El tectonismo ha sido acompañado por actividad volcánica en centros volcánicos aislados que están relacionados con la subducción de la Placa de Cocos. Los pliegues y fallas de la Sierra de Chiapas parecen representar una amplia faja de deformación inducida por el desplazamiento relativo de la Placa del Caribe respecto a la Norteamericana (Guzmán-Speziale y Meneses-Rocha 2000).

9.2.5 Llanura Costera del Golfo de México y Península de Yucatán

Su evolución geológica desde el Neógeno se ha caracterizado por un retroceso general de la línea de costa que ha estado determinado por una tendencia general de descenso del nivel eustático a escala global y una relativa estabilidad tectónica de estas regiones con un relleno abundante de sedimentos marinos, lo cual contribuyó al retiro de la línea de costa. Este retroceso ha propiciado la emersión de al menos 50 000 km^2 en la zona del Pacífico. La pendiente de la plataforma continental es más acentuada que en la zona del Golfo de México y, en donde hay mayores contrastes en el compartimiento tectónico, se observa un escenario más diverso dominado por litorales de emersión y avances marinos locales.

9.2.6 Conexiones paleogeográficas de México con Sudamérica

Uno de los detalles más significativos de la evolución tectónica del sur de México y la región del Caribe es la conexión paleogeográfica que ocurrió entre Norte y Sudamérica a partir del efecto combinado de desplazamientos tectónicos y de volcanismo que ocurrieron en el Cenozoico. Durante la existencia del supercontinente Pangea, la región norte de Sudamérica se encontraba contigua a América del Norte incluyendo parte del espacio relativo actual de México. La separación entre estos dos elementos continentales se inició en el Jurásico medio por la formación de *rifts* o fosas tectónicas que evolucionaron hacia la apertura de la cuenca oceánica del Protocaribe (Pindell y Barrett 1990). Durante el Cenozoico se desarrolló un complejo escenario tectónico que se caracterizó por el desplazamiento relativo de la Placa del Caribe hacia el este respecto a Norte y Sudamérica y episodios de deformación en sus márgenes. La parte norte de Centroamérica (suroeste de Guatemala, El Salvador, Honduras y Nicaragua) se emplazó desde una posición ubicada al occidente o noroccidente hacia su posición actual (Ross y Scotese 1988; Pindell y Barrett 1990). Por encima de este bloque se construyó una cadena volcánica originada por la subducción de la Placa de Nazca debajo de la del Caribe. La presencia del bloque antiguo de Centroamérica dejó entonces un paso relativamente estrecho entre Sudamérica y Centroamérica. Este paso se cerró hace 3.5 Ma como resultado del movimiento hacia el noroeste de la Placa Sudamericana y su colisión con la Cadena Volcánica Centroamericana (Coates *et al.* 1992).

9.3 Cambio climático

El clima ha cambiado constantemente desde que la Tierra se formó. Los cambios en el pasado han delineado el paisaje que observamos y han influido en todas las formas vivientes. El clima se define como las condiciones promedio —en alrededor de 30 años— de una región y se mide en términos de temperatura, precipitación, vientos, etc. El cambio climático se refiere a la variación significativa del clima o de su variabilidad, es decir, cambios en el estado promedio del clima. Las causas fundamentales del cambio climático se deben a las alteraciones regulares o cíclicas en la órbita terrestre alrededor del Sol. Los cambios en los parámetros orbitales —precesión, excentricidad y oblicuidad— modifican el balance energético de la Tierra, causando alteraciones en el sistema climático —atmósfera, hidrosfera, biosfera, criosfera. Por ejemplo, notamos los efectos de la inclinación del eje de la órbita por medio de los cambios estacionales: durante el verano la Tierra está inclinada hacia el Sol, mientras que en el invierno está alejada. Cada 41 000 años la inclinación del eje de la Tierra cambia de 21.39° a 24.36° y viceversa, causando una intensificación en la respuesta estacional, o sea inviernos más fríos y veranos más cálidos. El efecto combinado de los mecanismos externos o forzadores del cambio climático con los mecanismos internos del propio sistema climático —vulcanismo, cambios en la circulación oceánica, cambios en la composición atmosférica— ha conducido al planeta de un estado glacial a un estado interglacial cada 100 000 años (ciclo de excentricidad). La transición de un estado a otro puede ser más o menos rápida, afectando de manera significativa a la biota.

Las evidencias del cambio climático pasado se encuentran en una amplia variedad de archivos naturales: glaciares de montaña, sedimentos oceánicos y lacustres,

isótopos, geoquímica, corales, anillos de crecimiento en árboles, etc. En estos archivos están contenidos los indicadores del cambio climático, por ello se analizan y se traducen en términos de parámetros ambientales como la temperatura y la precipitación, y se utilizan para la reconstrucción de los ambientes pasados, pudiendo elaborarse escenarios climáticos pretéritos. A los modelos que simulan las condiciones climáticas actuales se les calibra con los datos paleoclimáticos y se contrastan los escenarios pasados con los elaborados por los modelos. Una de las aplicaciones de la simulación del clima pasado es la verificación del modelo sujeto a condiciones diferentes y, si este funciona bien, es posible utilizarlo para predecir las condiciones futuras.

La mitad sur del territorio mexicano se encuentra dentro de los trópicos, mientras que la mitad norte pertenece a las franjas subtropicales áridas. En cada una de estas zonas los cambios climáticos del Cuaternario operaron de diferente manera, lo cual hace de México un caso especialmente interesante y contribuye a explicar sus complejos patrones biogeográficos y su biodiversidad actual. En virtud de lo anterior, otro de los propósitos de este segmento es presentar las diferencias zonales en los climas del Cuaternario tardío (los últimos 25 000 años).

9.3.1 Regiones

Como consecuencia de las diferencias latitudinales, a lo largo del Cuaternario las distintas partes del territorio mexicano han respondido de manera diferente ante los cambios en los patrones de circulación general de la atmósfera y de los océanos, determinantes ambos del clima regional. La distinción fundamental se plantea entre la mitad norte, hoy día semiárida y árida, y la mitad sur, hoy templado-húmeda y tropical.

9.3.2 Último Máximo Glacial

Diferentes registros paleoecológicos, geomorfológicos y sedimentológicos indican que durante el último Máximo Glacial planetario, ocurrido entre 25 000 y 18 000 años antes del presente, todo el territorio estaba sujeto a temperaturas más bajas que las actuales. Los indicadores glaciales de las altas montañas del centro de México sugieren una disminución de la temperatura media anual del orden de 6 °C para ese periodo (Lachniet y Vázquez-Selem 2005). Una atmósfera y unos océanos más fríos trajeron como consecuencia menor evaporación, menos nubosidad y menor precipitación pluvial. La Zona Intertropical de Convergencia que hoy alcanza el territorio mexicano durante el verano, trayendo abundantes lluvias, quedó restringida en ese entonces a zonas más cercanas al Ecuador. Así, la lluvia anual en el centro, el sur y el sureste de México, que ocurre fundamentalmente en verano, debió disminuir considerablemente, hasta 40 o 50% según algunas estimaciones (Guilderson *et al.* 1994; Caballero-Miranda *et al.* 2002). Por ello los lagos del centro de México presentaron niveles en general bajos y las comunidades vegetales reconstruidas mediante el registro palinológico indican baja humedad efectiva, todo ello no obstante la reducción en la evaporación asociada al marcado descenso térmico. Lo mismo ocurrió en la Península de Yucatán.

El norte de México, en cambio, experimentó un aumento sustancial de lluvia, ya que los vientos del oeste, al desplazarse hacia el sur, penetraron profundamente en esa zona. El aumento en la lluvia aunado a temperaturas más bajas y menor evaporación, provocaron un incremento de la humedad efectiva. Por ello, extensas zonas planas y sin drenaje del Altiplano septentrional, hoy desérticas, estuvieron cubiertas por lagos, alrededor de los cuales se desarrollaba una vegetación propia de ambientes templados húmedos (Bradbury 1997).

9.3.3 Glacial tardío

Este periodo, que se extiende entre 18 000 y 11 000 años antes del presente, se caracteriza por sus condiciones similares a las del Máximo Glacial, pero con un aumento gradual de la temperatura, a veces interrumpido por fases cortas de clima frío. La lluvia en el centro y el sureste aumentan gradualmente, aunque se mantienen en niveles inferiores a los actuales. Los glaciares en las montañas son apenas un poco menores a los del periodo anterior y comienzan a retroceder de manera acelerada hace unos 14 000 años, aunque registran un pequeño repunte al final de esta fase.

9.3.4 Holoceno

Durante los últimos 11 000 años las temperaturas se elevaron gradualmente. El patrón regional de lluvia progresivamente adquirió su configuración actual, sobre todo durante la primera mitad del Holoceno. Por un lado, la atmósfera y los océanos más calientes propiciaron un mayor desplazamiento al norte de la Franja Intertropical de Convergencia y, con ello, un aumento en las lluvias de verano sobre gran parte del país, en especial la mitad sur.

Al mismo tiempo, los vientos del oeste dejaron de alcanzar el norte de México, donde el descenso de la lluvia invernal, junto con las escasas precipitaciones de verano, no permitió mantener los altos niveles de humedad efectiva característicos del final del Pleistoceno. El resultado fue un descenso en los niveles lacustres y, en general, condiciones de aridez que se instalaron claramente en el Altiplano septentrional y el noroeste del país (Sonora, Baja California) hacia mediados del Holoceno y que prevalecen hasta la actualidad. En las sierras la lluvia orográfica mantiene climas templados húmedos. Dentro de ese patrón general destacan algunos episodios como la sequía del Holoceno medio alrededor de los 6 000 años antes del presente (Lozano-García y Vázquez-Selem 2005; Metcalfe *et al.* 2000; Metcalfe 2006).

Para evaluar la variabilidad climática reciente (preinstrumental), el análisis de los distintos indicadores para los últimos 2 000 años resulta fundamental ya que contribuye a conocer las causas y los mecanismos del cambio climático. La sequía de finales del primer milenio de nuestra era (sequía del Clásico Maya) no solo abarcó la Península de Yucatán sino que se extendió en la zona central de México (Vázquez-Selem 2000; Vázquez-Selem y Heine 2004; Ortega-Guerrero *et al.* 2006). Tanto la sequía del Holoceno medio como la del Clásico maya se asocian al desplazamiento, hacia una posición más sureña, de la Zona de Convergencia Intertropical (Hodell *et al.* 2005; Haug *et al.* 2003).

Durante el denominado periodo Cálido Medieval, de 950 a 1350 dC, hay evidencias de un incremento de la humedad para el centro y sur de México (Vázquez *et al.* 2008). La Pequeña Edad de Hielo, ocurrida entre los siglos XV y XIX en el ámbito planetario, produjo en México avances de los glaciares en los picos más altos y, en general, condiciones más frías, sobre todo en los altiplanos y las montañas (Lozano-García *et al.* 2007). Se relaciona con varias fases de sequía marcada, como la denominada Megasequía —entre 1540 y 1579—, la peor sequía de los últimos 700 años, que, de acuerdo con documentos históricos, causó una alta mortalidad en las poblaciones del centro de México (Acuña-Soto *et al.* 2002). Sin embargo, datos paleoecológicos de la zona tropical de Veracruz indican un aumento en la precipitación invernal asociada al incremento en la intensidad de los "nortes", evidenciando la importancia en la estacionalidad y la variabilidad climática existente en este periodo (Lozano-García *et al.* 2007).

9.4 Diversidad en el pasado

9.4.1 Mamíferos del Cuaternario

Los mamíferos son el grupo zoológico que ha sido más estudiado, tanto en el presente como en el pasado, incluyendo aspectos de su biología y ecología. La información recopilada permite precisar algunos patrones de cambio evolutivos y ecológicos en el registro del Cuaternario. La comparación entre los patrones de los últimos dos millones de años y los actuales hará posible esbozar algunas predicciones acerca de lo que se pueda hallar en el futuro, como resultado de los cambios climáticos. Han pasado cerca de 400 años desde que los restos fósiles de vertebrados pleistocénicos fueron documentados por primera vez en México. Entre los descubrimientos más notables, debido al tamaño de los huesos, estuvieron los mamutes, reconocidos primero como "gigantes" y solo posteriormente como "elefantes". Animales como los camellos y los bisontes, así como animales marinos que se creía relacionados con las "sirenas" (de hecho eran restos de manatíes), también fueron reconocidos de esa época (Corona *et al.* 2005).

Diversidad taxonómica

Para el análisis de la diversidad taxonómica se elaboró la lista de las especies que se han identificado para el Pleistoceno y el Holoceno y se recabaron datos que ayudan a inferir el tipo general de alimentación, el tamaño relativo de los organismos y las posibles rutas de migración como causa de los fenómenos de aparición y extinción de especies durante el intervalo considerado. A continuación se presentan las diversas hipótesis de las extinciones a fines del Pleistoceno para explicar los patrones de diversidad hallados en el territorio nacional.

El Pleistoceno es la época a la que corresponde el mayor número de localidades paleontológicas descubiertas, algunas de ellas estudiadas con mucho detalle. Se conocen más de 770 localidades con vertebrados en México (Arroyo-Cabrales *et al.* 2002). Entre ellas sobresalen El Golfo, Sonora y Arroyo El Cedazo, en Aguascalientes, que contienen fundamentalmente mamíferos de la primera parte del Pleistoceno (Irvingtoniano, *ca.* 1 500 000 años hasta el inicio del Rancholabreano). Para los últimos 120 000 años (Rancholabreano) se han estudiado sitios tan importantes como la Cueva de San Josecito (Wisconsiniano y Holoceno), Chapala, Jalisco (Pleistoceno tardío) y Tequixquiac, Estado de México (Pleistoceno

tardío?) (Montellano-Ballesteros y Jiménez-Hidalgo 2006). Otras localidades, originalmente exploradas por la posible asociación de animales extintos y presencia humana y con un gran potencial paleontológico incluyen El Cedral, San Luis Potosí (Pleistoceno tardío); Tlapacoya, Estado de México (Wisconsiniano y Holoceno); Valsequillo, Puebla (Pleistoceno tardío) y, la más importante en la región tropical de México, la Cueva de Loltún en la Península de Yucatán (Wisconsiniano y Holoceno). Otro aspecto notable de los estudios de los vertebrados pleistocénicos es el creciente uso de las técnicas de recolecta de microvertebrados, que permiten la recuperación de grandes cantidades de material que incluyen pequeños mamíferos, aves y reptiles.

Actualmente se dispone de una base de datos que contiene más de 15 000 registros de mamíferos, que representan 12 órdenes, 42 familias, 146 géneros y 274 especies (Barrios-Rivera 1985; Arroyo-Cabrales *et al.* 2002). En el cuadro 9.1 se presenta el número de especies de mamíferos por orden y familia para el Cuaternario y el Reciente de México. La mayoría de las especies corresponden a animales pequeños, de menos de 1 kg (187, 68.2%), mientras que los medianos (1 a 100 kg) y los grandes (más de 100 kg) representan 9.5% (26) y 22.3% (61 especies), respectivamente. Aunque patrones similares de distribución del tamaño se observan en los mamíferos actuales, existen grandes diferencias con los de la mastofauna pleistocénica, especialmente en lo que se refiere a las especies mayores. Solamente cuatro especies grandes se conocen en el presente: el berrendo (*Antilocapra americana*), el venado bura (*Odocoileus hemionus*), el venado cola blanca (*O. virginianus*) y el borrego cimarrón (*Ovis canadensis*), frente a las —al menos— 61 especies que vivieron en el Pleistoceno, la mayoría de ellas de herbívoros que incluían animales de enorme tamaño (más de una tonelada), como los mamutes (*Mammuthus* sp.), el mastodonte americano (*Mammut americanum*), los gonfoterios (*Cuvieronius*, *Stegomastodon*) y los perezosos terrestres (*Glossotherium, Eremotherium*).

Extinciones

Uno de los eventos más sobresalientes del Pleistoceno fue la extinción de muchos mamíferos grandes, en los ámbitos mundial, regional y local, aunque en los dos últimos casos solo representan extirpaciones en cuanto a su distribución (un taxón sobrevivió en un área totalmente diferente a su distribución pasada). De la paleomastofauna pleistocénica de México, un orden (Notoungulata), seis familias (20.9%), 29 géneros (19.9%) y 77 especies (28.1%) se extinguieron, incluyendo dos de las tres familias del orden Proboscidea (Gomphotheriidae y Mammutidae) y tres de las seis familias de Xenarthra (Glyptodontidae, Megatheriidae y Mylodontidae). Aunque algunas familias no sufrieron extinciones globales, otras perdieron la mayoría de sus especies como en

Cuadro 9.1 Número de especies de mamíferos por orden y familia para el Cuaternario y el Reciente de México

Orden	Familia	Especies del Cuaternario			Especies del Reciente
		Total	Extintas	Sobrevivientes	
Artiodactyla	Antilocapridae	7	6	1	10
	Bovidae	8	6	2	
	Camelidae	8	8	0	
	Cervidae	6	2	4	
	Tayassuidae	5	3	2	
	Subtotal	**34**	**25**	**9**	
Carnivora	Canidae	9	3	6	34
	Felidae	9	3	6	
	Herpestidae	1	1	0	
	Mustelidae	8	0	8	
	Procyonidae	6	1	5	
	Ursidae	4	3	1	
	Subtotal	**37**	**11**	**26**	

Cuadro 9.1 [*concluye*]

Orden	Familia	Especies del Cuaternario			Especies del Reciente
		Total	Extintas	Sobrevivientes	
Chiroptera	Emballonuridae	3	0	3	138
	Molossidae	8	0	8	
	Mormoopidae	3	0	3	
	Natalidae	1	0	1	
	Phyllostomidae	22	2	20	
	Vespertilionidae	12	0	12	
	Subtotal	**49**	**2**	**47**	
Didelphimorphia	Didelphidae	7	1	6	8
Insectivora	Soricidae	7	0	7	32
Lagomorpha	Leporidae	13	4	9	15
Notoungulata	Toxodontidae	1	1	0	
Perissodactyla	Equidae	5	5	0	1
	Tapiridae	2	1	1	
	Subtotal	**7**	**6**	**1**	
Primates	Atelidae	3	0	3	4
	Hominidae	1	0	1	
	Subtotal	**4**	**0**	**4**	
Proboscidea	Elephantidae	2	2	0	0
	Gomphotheriidae	2	2	0	
	Mammutidae	1	1	0	
	Subtotal	**5**	**5**	**0**	
Rodentia	Cuniculidae	1	0	1	234
	Dasyproctidae	2	0	2	
	Erethizontidae	2	0	2	
	Geomyidae	10	2	8	
	Heteromyidae	11	1	10	
	Hydrochoeridae	1	1	0	
	Muridae	56	9	47	
	Sciuridae	13	0	13	
	Subtotal	**96**	**13**	**83**	
Xenarthra	Dasypodidae	4	2	2	4
	Glyptodontidae	3	3	0	
	Megalonychidae	1	1	0	
	Megatheriidae	3	3	0	
	Mylodontidae	1	1	0	
	Myrmecophagidae	2	0	2	
	Subtotal	**14**	**10**	**4**	
Total		**274**	**78**	**196**	**480**

Antilocapridae, Bovidae y Equidae. Todo lo anterior permite proponer que, en contraste con la mayor diversidad de mamíferos pequeños (20) y medianos (8), fueron los grandes (78, es decir, 64.1% del total) los que sufrieron un mayor impacto por las extinciones. De las 78 especies extintas, la mayoría fueron herbívoros (62, 79.5%), seguida por carnívoros (9), omnívoros (5) y hematófagos (2).

Los taxa extirpados incluyen los representantes del orden Proboscidea, con seis familias (Camelidae, Herpestidae, Equidae, Elephantidae, Hydrochoeridae, Megalonychidae), ocho géneros (5.5%) y siete especies (2.6%). Entre ellos se pueden mencionar el perro rojo (*Cuon*), que sobrevive actualmente en Asia, y el oso de anteojos (*Tremarctos*) habitante de Sudamérica; otros ejemplos son el oso hormiguero gigante sudamericano (*Myrmecophaga tridactyla*), y la marmota de vientre amarillo (*Marmota flaviventris*) y el metorito (*Synaptomys cooperi*) en América del Norte.

Los cambios ambientales ocurridos durante el Pleistoceno tuvieron efectos importantes en la distribución de las biotas templadas y tropicales de México. Las expansiones y contracciones, en el ámbito geográfico, de las comunidades de plantas, asociadas con los cambios climáticos glaciares e interglaciares, causaron cambios recurrentes en la distribución, tanto de los mamíferos como de otros organismos, de tal manera que las comunidades de mamíferos actuales se consideran geológicamente jóvenes y están faunísticamente empobrecidas.

Las comunidades de mamíferos pleistocénicos en México fueron más diversas que las actuales. Sin embargo, con objeto de comparar la diversidad y la composición de las mastofaunas fósiles y recientes es necesario contar con una cronología adecuada de las diferentes localidades; de hecho se sabe que varios sitios contienen faunas heterocrónicas, lo que dificulta evaluar su diversidad real. Para la evaluación de las tasas de diversidad y de extinción de las pequeñas especies se debe tener presente que es muy reciente el empleo de técnicas detalladas para la recuperación de restos óseos de pequeños vertebrados, por lo que de momento cualquier comparación tiene el carácter de tentativa.

Se han propuesto diversas hipótesis para explicar las extinciones de la megafauna a fines del Pleistoceno (Graham y Lundelius 1989). Estas se pueden agrupar en dos grandes conjuntos: el primero incluye hipótesis que señalan que los cambios ambientales fueron los causantes de dicha extinción, por la reducción en la disponibilidad de alimentos o de agua para los herbívoros y posteriormente para los carnívoros y, en un caso extremo, debido a enfermedades que llegaron del Viejo Continente por conducto de portadores animales o del hombre. El otro conjunto de hipótesis involucra la actividad del ser humano en sus relaciones con la fauna, siendo así el agente promotor y causal de su extinción (Koch y Barnosky 2006).

Los mamíferos son el grupo dominante en la era Cenozoica. Su estudio es indispensable para comprender los procesos evolutivos involucrados, así como las relaciones entre los organismos y los cambiantes climas y ambientes; el examen de los pequeños mamíferos fósiles, que se encuentra en un estado incipiente, será de gran importancia en las investigaciones futuras ya que en dichos animales ocurren procesos evolutivos característicos —además de ser muy buenos indicadores ambientales—, por lo que su uso permite una reconstrucción muy precisa del paleoambiente.

9.4.2 Herpetofauna del Cuaternario

El registro pleistocénico de reptiles y anfibios en México es muy pobre: consta de 127 registros publicados, en solo 14 estados (Fig. 9.2), de los cuales 39 son anfibios y 88 reptiles (Tovar-Liceaga y Montellano-Ballesteros 2005). La mayoría de los registros provienen de los estados de Yucatán, México, Jalisco, Sonora, Puebla y Tamaulipas. También se han descrito restos en Aguascalientes, Nuevo León, Zacatecas, San Luis Potosí, Hidalgo, Chihuahua, Tabasco, Durango y Baja California Sur. Esto nos da una idea de lo poco que se conoce de la paleoherpetofauna mexicana, aun cuando México es actualmente el segundo país en diversidad de este tipo de vertebrados, después de Australia.

El escaso conocimiento que se tiene obedece a varios factores; uno de ellos es la falta de uso de técnicas de recolecta de microvertebrados durante las prospecciones paleontológicas. Desde hace relativamente pocos años se ha puesto énfasis en la recolecta de sedimento para tamizar y recuperar restos de anfibios y reptiles. Otro de los factores es la fragilidad del esqueleto, principalmente de los anfibios, lo que hace que su fosilización sea menos probable.

Paleodiversidad taxonómica

De la herpetofauna pleistocénica publicada hasta marzo de 2005 se puede observar que solo 19.5% de los géneros actuales tienen representantes fósiles (cuadro 9.2).

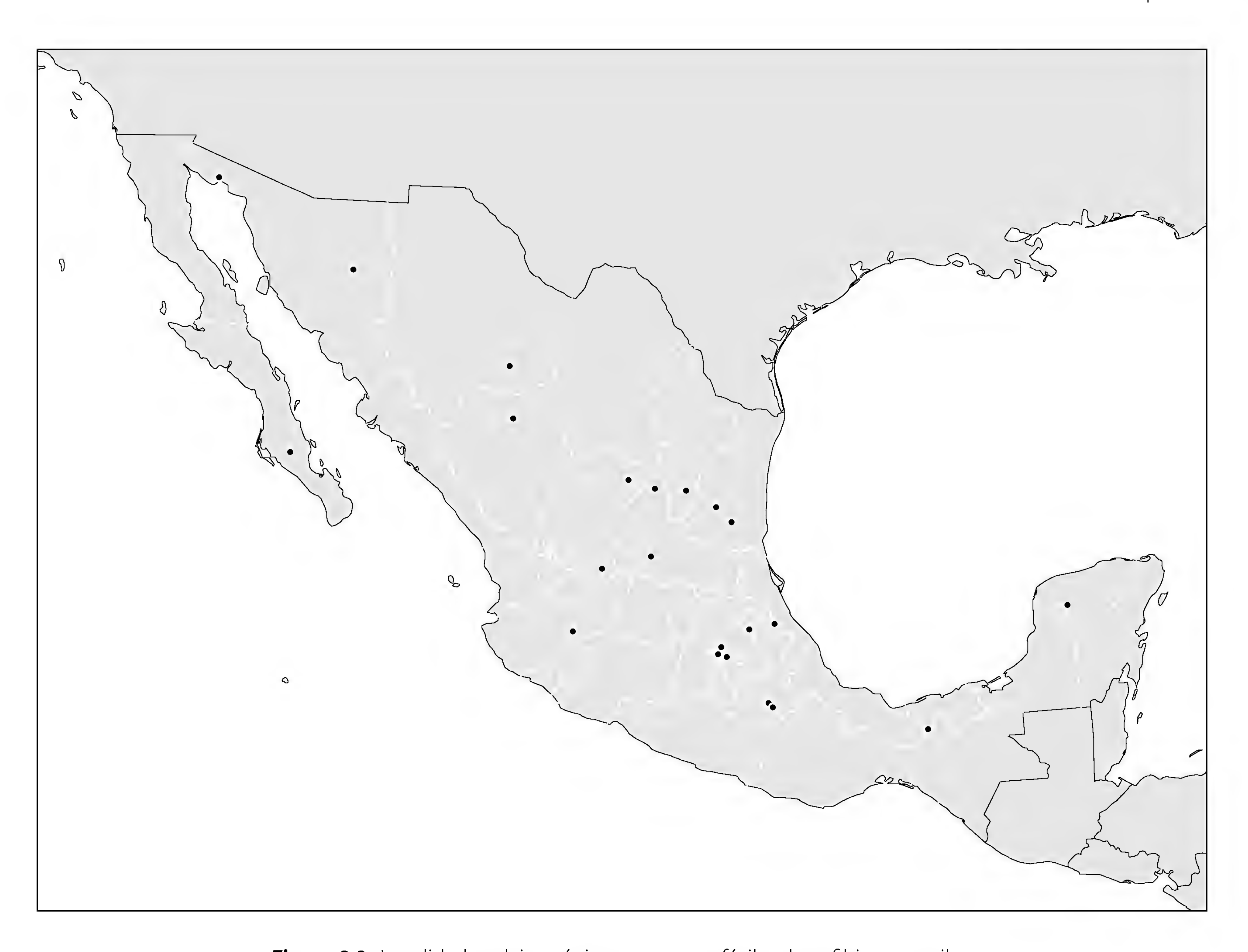


Figura 9.2 Localidades pleistocénicas con restos fósiles de anfibios o reptiles.

Cuadro 9.2 Representación fósil de los géneros actuales de la herpetofauna de México

Taxón		Géneros actuales	Fósiles pleistocénicos	Porcentaje de representación fósil
Amphibia	Anura	29	9	34.6
	Caudata	16	1	6.2
	Gymnophiona	1	0	
Reptilia	Amphisbaenia	1	0	
	Sauria	48	8	16.6
	Serpentes	88	15	17
	Testudines	18	5	27.7
	Crocodylia	2	1	50
Total de Amphibia		43	10	23.2
Total de Reptilia		157	29	18.5
Herpetofauna		**200**	**39**	**19.5**

Fuente: Tomado de Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004.

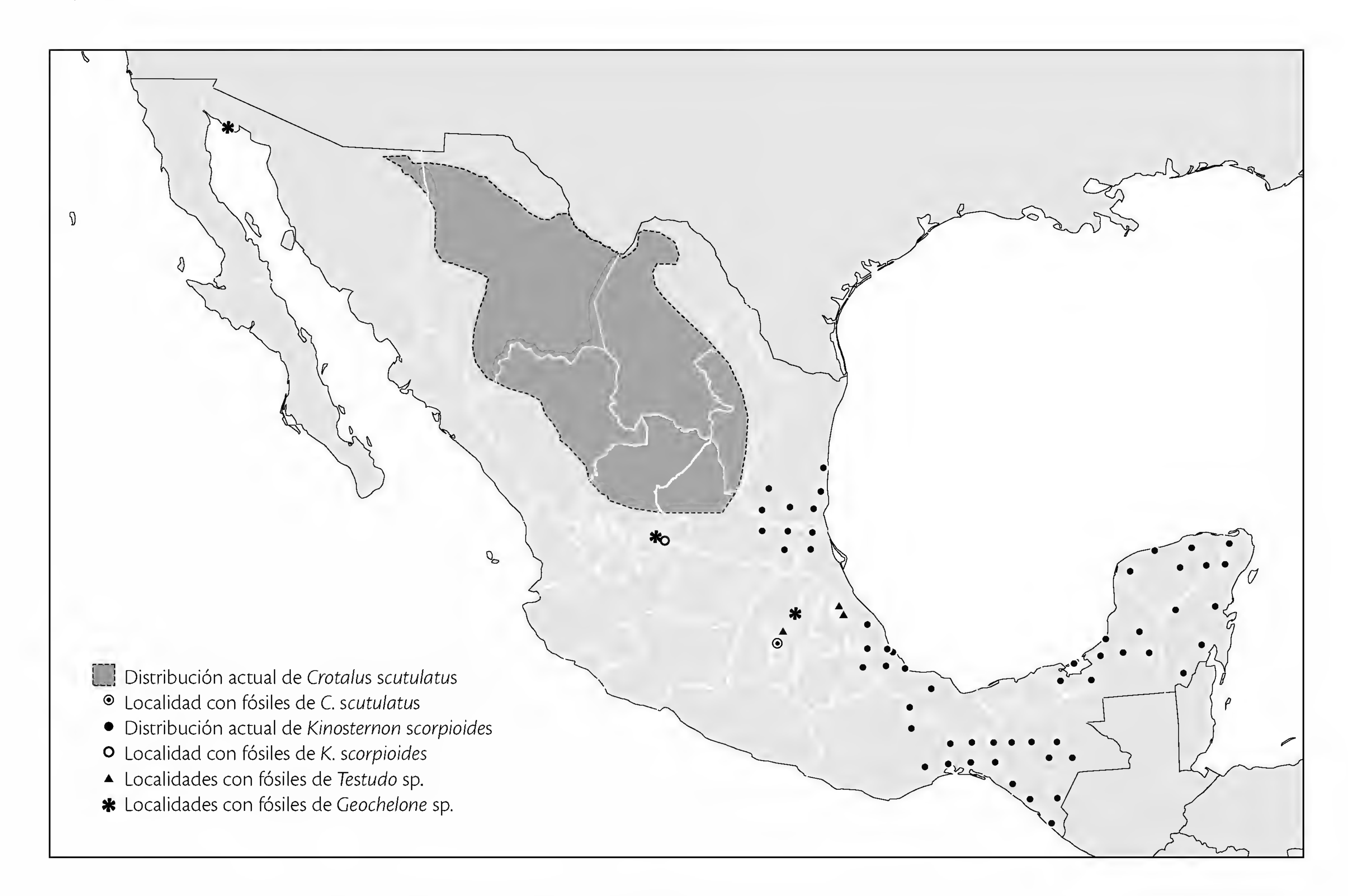


Figura 9.3 Distribución actual y pleistocénica de *Crotalus scutulatus* y *Kinosternon scorpioides*, y distribución pleistocénica de los géneros *Testudo* y *Geochelone*.

Reptiles. Después de aplicar un análisis de sinonimias, los registros fósiles de tortuga se reducen a los siguientes géneros: *Gopherus* (5 spp., 2 indet.), *Kinosternon* (6 spp., 8 indet.), *Geochelone* (3 indet.), *Testudo* (3 indet.), *Trachemys* (1 sp., 1 indet.), *Terrapene* (1 sp., 1 indet.) y *Rhinochlemmys* (1 indet.). Los géneros *Geochelone* y *Testudo* no se encuentran actualmente en el país y el resto de los géneros se distribuyen a lo largo del territorio.

Entre las lagartijas se han identificado *Barisia* (1 sp.), *Sceloporus* (5 spp. y 2 indet.), *Aspidoscelis* (1 sp.), *Lepidophyma* (1 sp. y 1 indet.), *Phrynosoma* (2 spp., 2 indet.), *Ctenosaura* (1 sp.), *Deitatmena* (1 sp.), *Callisaurus* (1 sp.) y *Laemanctus* (1 sp.). El género *Deitatmena* se conoce únicamente como fósil; el resto de los géneros están presentes en el territorio nacional.

El grupo de las serpientes incluye los géneros *Boa* (1 sp.), *Conopsis* (1 indet.), *Drymarchon* (1 sp.), *Drymobius* (1 sp.), *Elaphe* (1 sp.), *Hypsiglena* (1 sp.), *Lampropeltis* (1 indet.), *Leptodeira* (1 indet.), *Masticophis* (1 sp.), *Salvadora* (1 indet.), *Senticolis* (1 indet.), *Spilotes* (1 sp.), *Thamnophis* (3 spp. y 2 indet.), *Trimorphodon* (1 sp. y 1 indet.) y *Crotalus* (2 spp. y 3 indet.), todos presentes actualmente en el país (Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004). A la fecha solo se ha descrito el género *Crocodylus* para el Pleistoceno de los estados de Hidalgo y Sonora.

Anfibios. El registro de anfibios es aún más escaso que el de los reptiles; se ha reportado la presencia de la salamandra del género *Ambystoma* (2 spp. y 3 indet.) y de los anuros *Bufo* (8 spp. y 4 indet.), *Hyla* (1 sp. y 1 indet.), *Pternohyla* (1 sp.), *Eleutherodactylus* (2 spp.), *Leptodactylus* (2 spp.), *Gastrophryne* (1 sp.), *Rana* (1 sp. y 4 indet.), *Rhinophrynus* (1 sp.) y *Scaphiopus* (1 sp. y 1 indet.).

Existen más registros pero solamente están mencionados a un nivel taxonómico superior. De los 42 géneros presentes durante el Pleistoceno, uno está extinto (*Deitatmena*), 8 han cambiado su distribución (*Ambystoma, Bufo, Gopherus, Kinosternon, Geochelone, Testudo, Rhinoclemmys* y *Crotalus*) y de 4 de ellos se han descrito

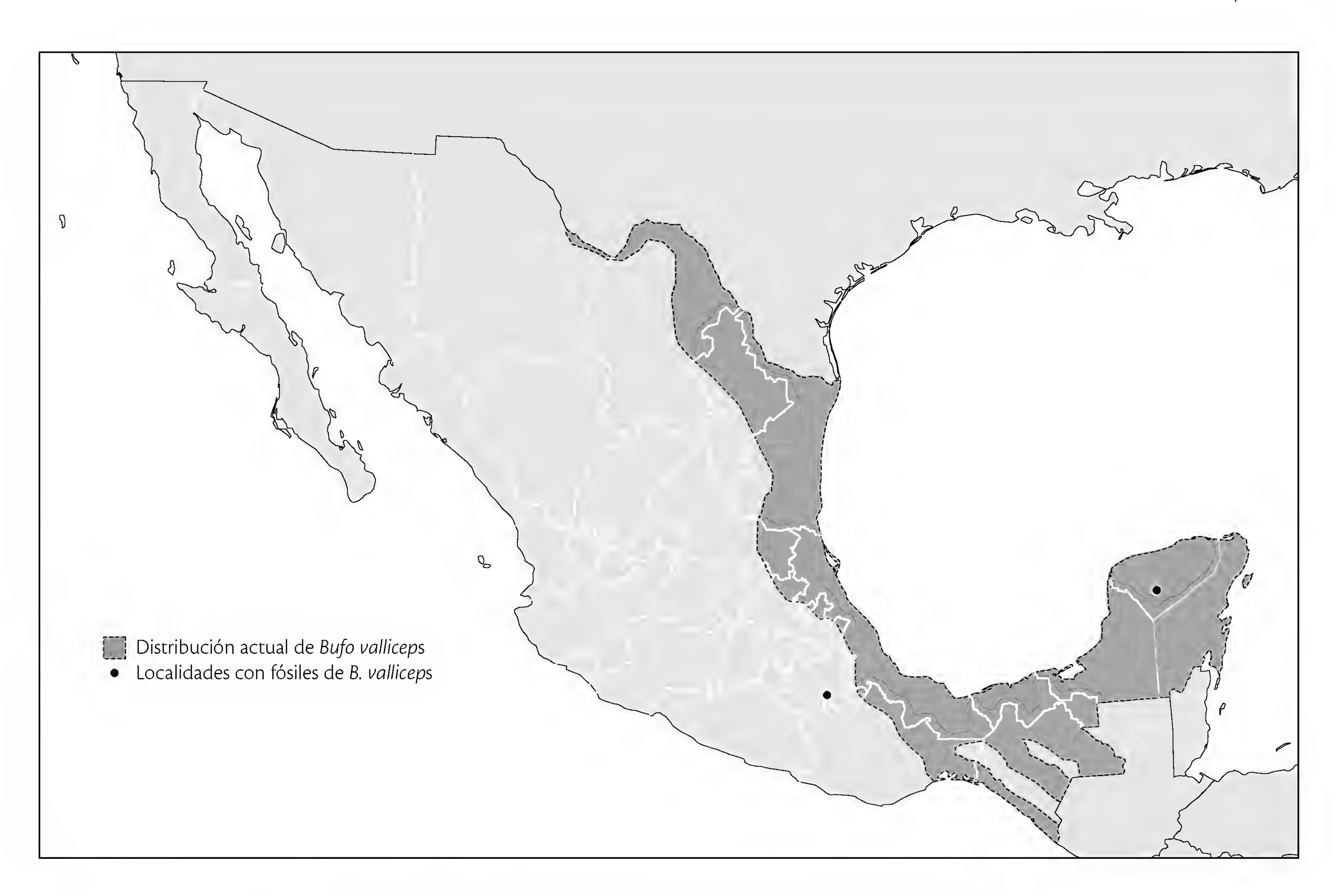


Figura 9.4 Distribución actual y pleistocénica de *Bufo valliceps*.
Nota: Frost *et al.* (2006), basados en análisis filogenéticos (elementos anatómicos y genéticos), proponen que los anfibios del género *Bufo* presentes en Norteamérica se agrupan en los géneros *Anaxyrus*, *Rhinella* y *Ollotis*. Debido a que no fue posible ubicar todos los registros publicados del género *Bufo* dentro de los géneros actuales, se decidió mantener la taxonomía tradicional para las especies indeterminadas. Por lo tanto, se reconocen 4 especies para el género *Bufo*, 3 para *Anaxyrus*, 4 para *Ollotis* y una especie para *Rhinella*. Asimismo, desde el año 2000 (Mulcahy y Mendelson 2000) la especie *Ollotis valliceps* (*Bufo valliceps*) fue dividida en *Ollotis valliceps* y *O. nebulifer*, con base en el análisis de ADN mitocondrial, considerando como punto de divergencia para la distribución de ambas especies el centro de Veracruz. El análisis osteológico de representantes de las dos especies impide reconocer diferencias entre ambas, por lo cual se mantuvo la distribución previa al año 2000.

8 especies fuera de su localización actual (*Bufo valliceps*, *Kinosternon scorpioides*, *Gopherus berlandieri* y *Crotalus scutulatus*) (Figs. 9.3-9.5).

Cambios en patrones geográficos. Con lo que se conoce actualmente, tanto del registro fósil pleistocénico como de las listas de la fauna actual, se observa que del Pleistoceno a la fecha hay cambios en la distribución geográfica en un bajo porcentaje. Por ejemplo, *Gopherus berlandieri* y *Ambystoma* durante el Pleistoceno alcanzaban una distribución más sureña. En el caso de *Bufo valliceps* su área de distribución llegaba más hacia el oeste y ahora se encuentra a lo largo de la costa del Golfo de México.

9.4.3. Diversidad de aves en el pasado

En México la paleontología tiene cerca de 200 años de actividad continua y, sin embargo, el estudio de los restos de aves es parte de una agenda que se ha desahogado lentamente, toda vez que su conocimiento es escaso y poco sistematizado (Corona-M. 2002). En los últimos años el interés por el tema ha crecido, seguramente como una respuesta a las noticias que dan cuenta de importantes descubrimientos en Asia, dando nuevos aires a la paleornitología. Una limitación para su ejercicio es la falta de colecciones osteológicas de comparación, lo que ocasiona problemas de identificación.

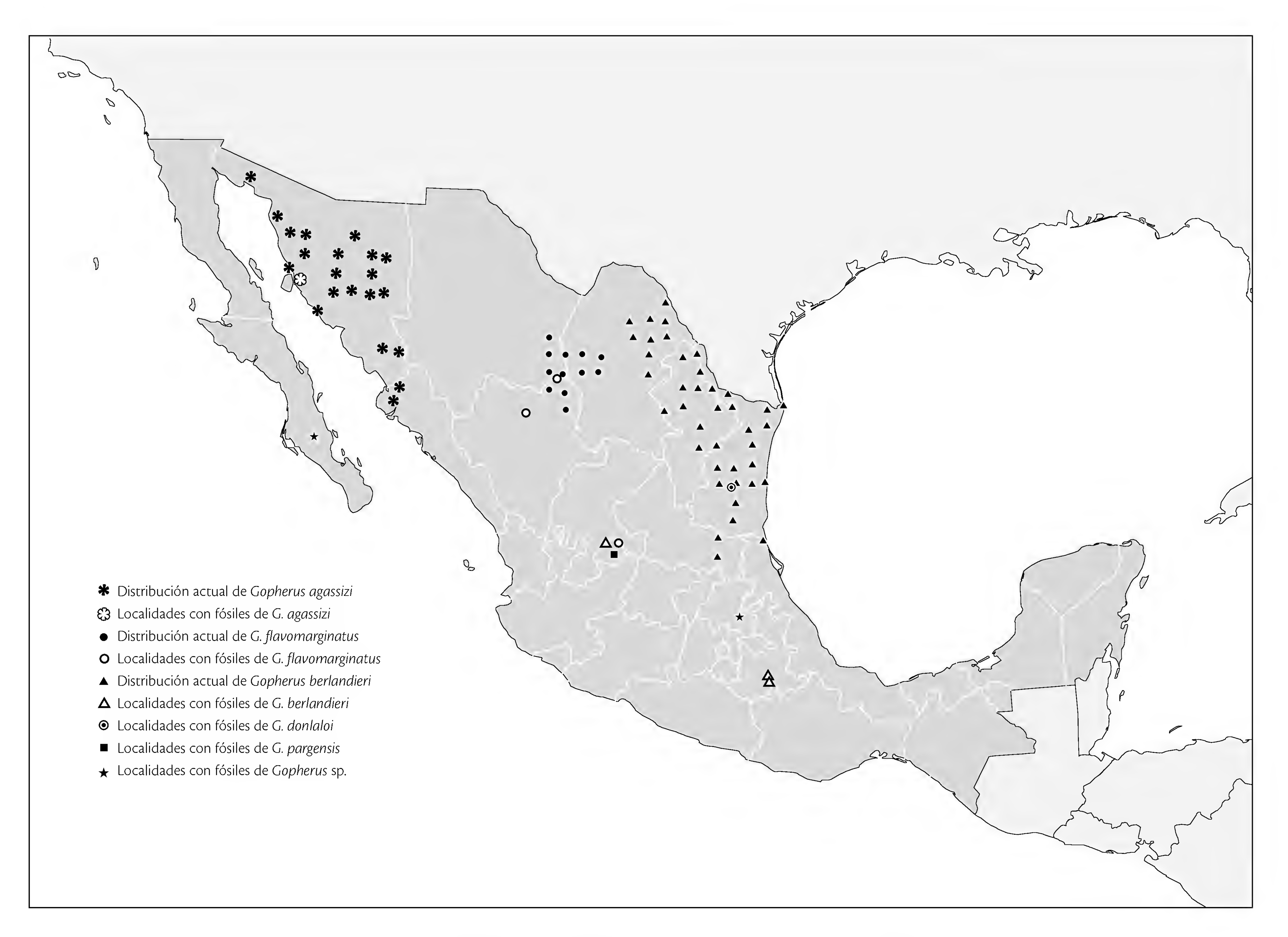


Figura 9.5 Distribución actual y pleistocénica de las especies del género *Gopherus*.

A continuación se discuten de manera detallada los registros de las 50 localidades conocidas que se distribuyen en 19 estados del país. Cabe señalar que en varias de ellas no se tiene la identificación más allá del nivel de clase.

Diversidad taxonómica

A la fecha se registran 156 taxones, cuya identificación va desde el nivel de familia hasta el de especie, distribuidos en 18 órdenes. Esta diversidad se expone de forma operativa en tres grandes periodos que cubren la cronología conocida:

Registros preneogénicos. Aquí se agrupan los registros que van del Mesozoico al Cenozoico temprano. Estos comprenden dos ejemplares que se pueden referir hasta el nivel de género, más cinco registros que se han identificado hasta el nivel de clase y que corresponden a registros indirectos, como fragmentos de cáscaras de huevo, impresiones de pluma y de huellas. En el cuadro 9.3 se presentan las localidades con registros preneogénicos y neogénicos.

Destacan los dos registros que se han identificado con mayor detalle; uno de ellos es el del ave carinada (*Alexornis antecedens*†) de la localidad El Rosario, Baja California (Fig. 9.6). Este registro, a su vez, forma parte de un grupo de aves cretácicas extintas, muy atractivo en la investigación actual, del denominado orden Enantiornithiformes, que constituyen un grupo cuya anatomía las revela como aves de un vuelo poderoso, perchadoras y de hábitos arbóreos. Anatómicamente presentan dos características que destacan: la primera es que poseen una cintura escapular distinta a la de las aves actuales y la otra es que los metatarsales se encuentran fusionados de forma opuesta a como sucede en las aves actuales, característica que da origen al grupo. Los ejemplares de este orden se registran para el Cretácico temprano en Australia, España y China, mientras que los del Cretácico tardío se ubican en Mongolia, Argentina y América del Norte.

El Paleoceno no presenta ningún registro; sin embar-

Cuadro 9.3 Localidades prepleistocénicas. Ubicación cronológica aproximada de las localidades mostradas en la figura 9.6, de acuerdo con la columna "Símbolo"

Era	Periodo	Localidades	Símbolo
Neógeno	Plioceno	La Goleta, Mich.	7
		Rancho Viejo, Gto.	5
		Cedazo, Ags.	4
		Yepómera, Chih.	1
		Miñaca, Chih.	2
		Las Tunas, BCS	3
		Tepexi de Rodríguez, Pue.	8
		Isla Cedros, BC	III
	Mioceno	Tehuichila, Hgo.	6
		Rancho Trinidad, BCS	II
		La Misión, BCS	I
		Cuenca La Mira, Mich.	IV
Preneógeno	Oligoceno	Los Ahuehuetes, Pue.	*
	Eoceno	Sinaloa	*
		Arroyo San Hilario, BCS	B
	Paleoceno		
	Cretácico	El Pelillal, Coah.	*
		Río Escondido, Coah.	*
		Rosario, BC	A

* = localidades con icnofósiles, no ilustradas en la figura.
Nota: El Paleoceno no tiene registros. Más detalles en texto.

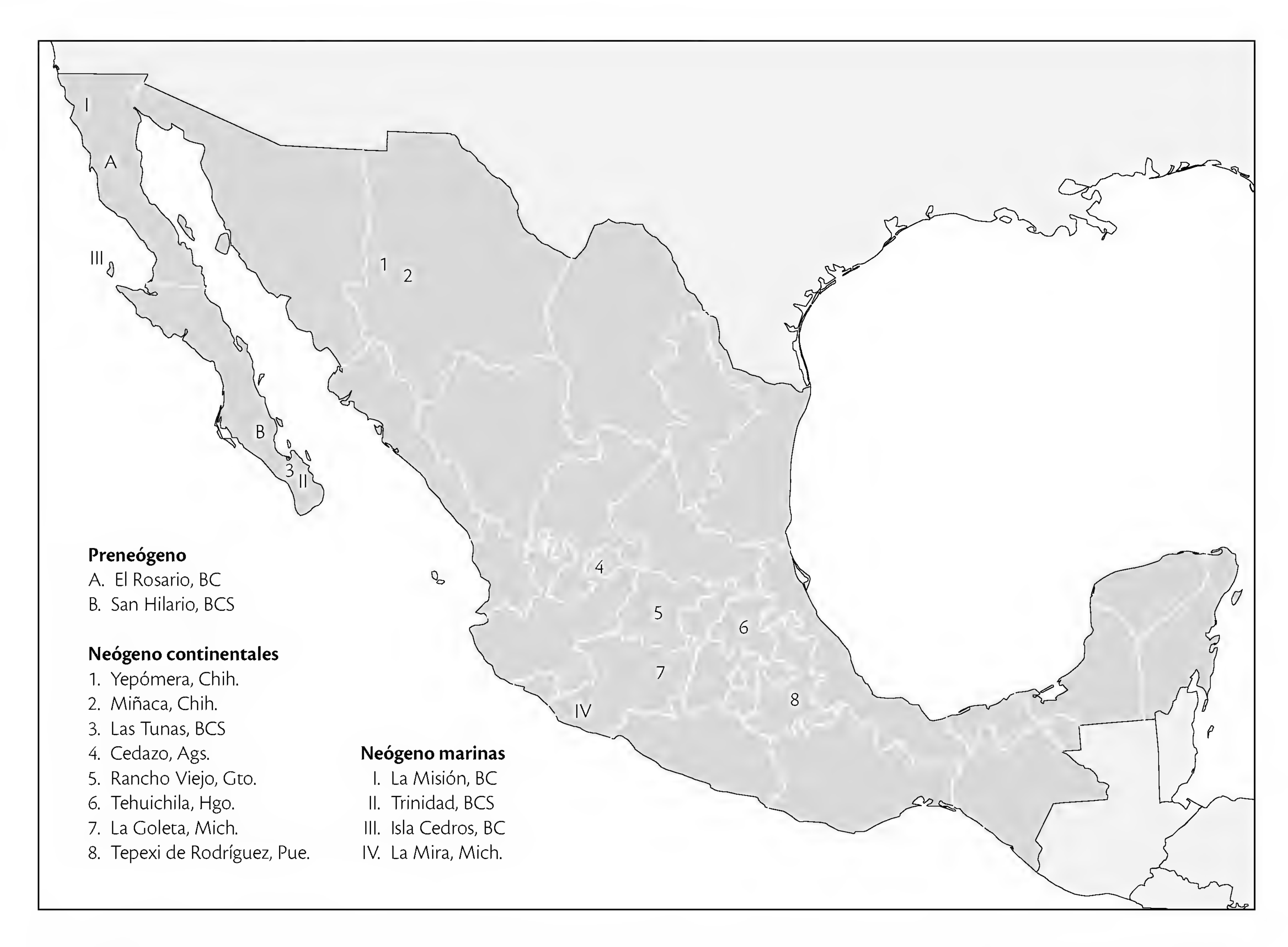


Figura 9.6 Mapa de localidades paleorníticas prepleistocénicas. Las localidades se agrupan de forma operativa en dos grandes temporalidades. El Neógeno se divide en localidades marinas y continentales. Véanse texto y cuadro 9.3.

go, llama la atención que este sea un hueco que también existe en otros grupos de vertebrados mejor representados, como el de los mamíferos.

Para el Eoceno se registra en San Hilario, Baja California Sur (Fig. 9.6), el único taxón de un ave orniturina propia de la radiación moderna de la que se tiene evidencia ósea. Esta se asigna de manera tentativa a un tipo de pelícano de un género y una familia extintas (Pelecaniformes: Pelagornithidae: Odontopteryx†).

En suma, para el Preneógeno se conocen dos órdenes, dos familias, dos géneros y una especie que corresponden a un ave marina y otra terrestre (cuadro 9.4).

Registros neogénicos. Para esta temporalidad se conocen 32 registros en 12 localidades (cuadro 9.3, Fig. 9.6), que comprenden 10 especies, 13 géneros, 8 familias y 7 órdenes, tanto de aves acuáticas como terrestres (cuadro 9.4). De las primeras se tienen 12 taxones, de los cuales seis ocupan ambientes marinos, como son las pardelas (*Puffinus*), los alcatraces (*Morus*), los mérgulos (*Synthliboramphus*), las

Cuadro 9.4 Diversidad histórica del registro paleornítico, agrupado de acuerdo con categorías no taxonómicas

Categoría	Pleistoceno	Neógeno	Preneógeno
Marina	6	6	1
Nadadora	31	3	0
Vadeadora	23	3	0
Subtotal acuáticas	**60**	**12**	**1**
Predadoras/carroñeras	35	1	0
Otras terrestres	25	0	1
Paseriformes	20	1	0
Subtotal terrestres	**80**	**2**	**1**
Total	**140**	**14**	**2**

alquitas (*Cerorhinca*) y dos morfotipos de alcas sin vuelo (*Premancalla*† y *Mancalla*†). Otros tres son patos, seguramente con hábitos nadadores, y tres más son de tipo vadeador; de ellos uno es un playerito (*Calidris*) similar al género actual y dos morfotipos de flamencos, uno extinto y otro similar a los ejemplares recientes (Becker 1987).

La identificación de estas aves, principalmente marinas, es producto de la investigación de localidades en Baja California, mismas que presentan gran similitud con las localidades contemporáneas de la región de San Diego, California. De las terrestres se tiene uno de los registros más antiguos de águila (*Buteo*), de un mímido y un colorin (?*Paserina* sp.), así como un grupo extinto conocido como Teratornithidae, al que se ha reasignado en el género *Ailornis*†.

Registros del Pleistoceno. Para el Pleistoceno se conocen 33 localidades distribuidas en 14 estados del país (Fig. 9.7, cuadro 9.5; Corona-M. com. pers.). Se tienen 231 registros (cuadro 9.5) que corresponden a 140 taxones que se distribuyen en 17 órdenes, 41 familias, 101 géneros y 115

Cuadro 9.5 Diversidad paleornítica registrada por entidad en localidades pleistocénicas

Estado	Taxones registrados	Número de localidades
Aguascalientes	1	1
Baja California Sur	4	2
Chihuahua	19	1
Distrito Federal	3	3
Estado de México	43	6
Hidalgo	1	1
Jalisco	34	5
Nuevo León	63	1
Puebla	no determinado	1
San Luis Potosí	31	3
Sonora	8	3
Tamaulipas	no determinado	1
Veracruz	2	1
Yucatán	22	4
Total	**231**	**33**

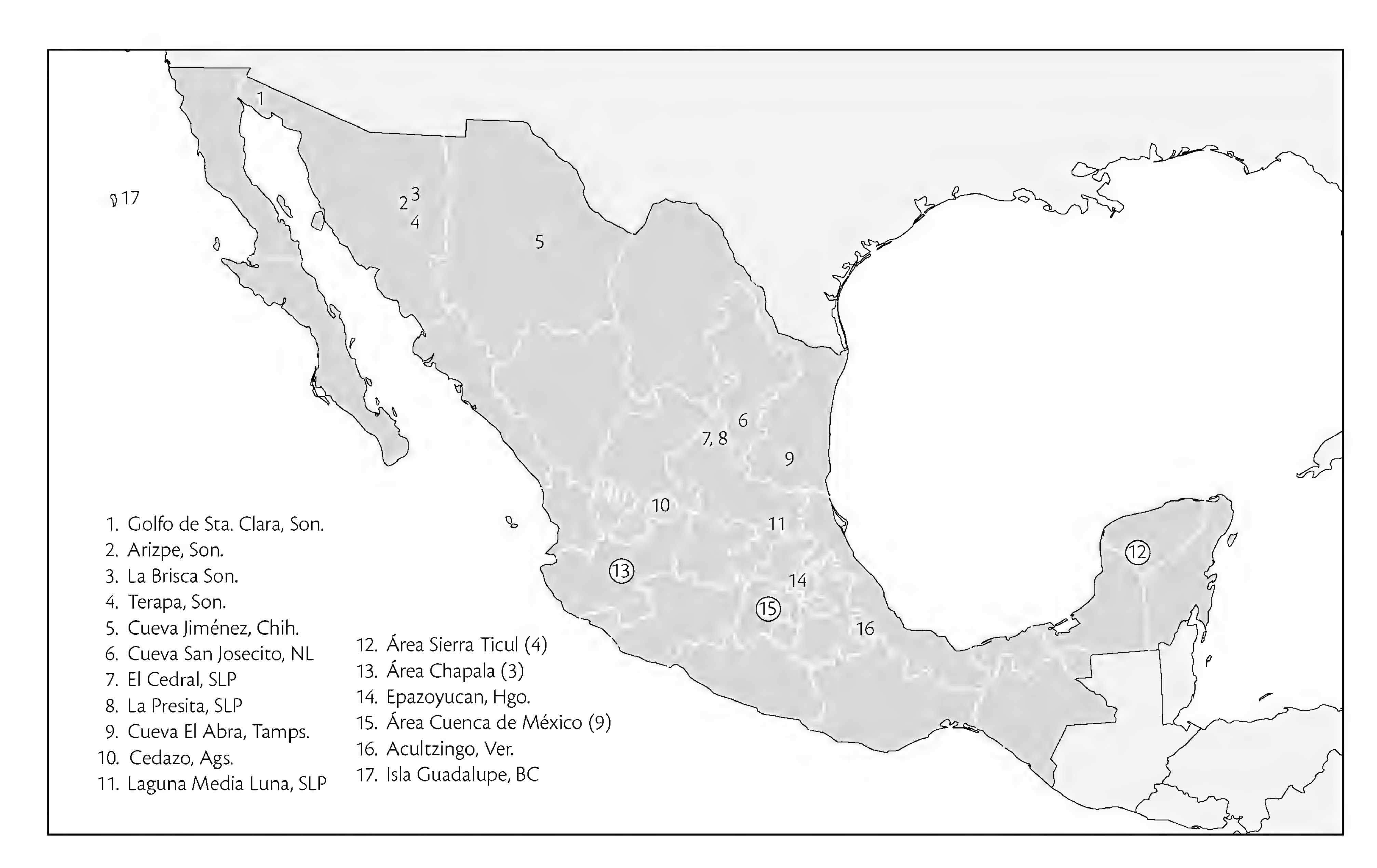


Figura 9.7 Mapa de localidades paleorníticas pleistocénicas. Los números en círculos indican áreas, es decir, varias localidades. La cantidad de ellas se indica entre paréntesis en el listado. Dos localidades (una de Puebla y otra de Jalisco) no se indican por falta de datos en las fuentes originales.

especies; de ellos, 42.8% son acuáticos y 57.2% son terrestres (Corona-M. 2002). Se destaca que en el nivel de orden, 50% de esa diversidad se concentra en Anseriformes, Falconiformes, Strigiformes y Passeriformes, mientras que por sus hábitos los grupos más diversos son, en orden decreciente, los depredadores y carroñeros, los nadadores (patos, gavias, zambullidores, cormoranes y pelícanos) y las vadeadoras, de las cuales la mayoría son tipo cigüeña y grullas (cuadro 9.4).

Las localidades con mayor diversidad se concentran en dos grandes áreas: por un lado el Altiplano de México, donde se encuentran la Cueva de San Josecito, El Cedral y la Cueva Jiménez, mientras que otras se localizan a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana, donde destacan el área de Chapala, con tres localidades, y los paleolagos de la Cuenca de México, con siete localidades. El sureste de México y las áreas costeras son las regiones menos conocidas en el terreno paleornítico (Fig. 9.7).

Patrón de evolución (extinción y origen)

En la región de Baja California es donde históricamente se concentra la mayor cantidad de procesos de extinción registrados entre las aves, todos ellos seguramente relacionados con los diversos fenómenos geológicos que contribuyeron a la formación de la actual península y los cambios en la línea costera. Entre ellos se pueden señalar los preneogénicos, como los del ave enantiornite (*Alexornis antecedens*†), y el de un tipo de pelícano (*Odontopteryx*†); de ambos ya se ha hecho referencia en el apartado anterior.

En el Neógeno se observan también varios ejemplos. De aves marinas son seis los taxones que desaparecen, entre ellos los integrantes de las familias relacionadas con los pelícanos Plotoperidae (*Phocavis*†) y Pelagornithidae (*Osteodontornis*†). El primero es un ave buceadora, convergente con alcas y pingüinos en su aparato pectoral, pero derivada de los súlidos. El segundo es un ave gigante, cuyo gran pico presenta numerosas proyecciones óseas similares a dientes. Sus huesos son extremadamente delgados, por lo que siempre se encuentran de manera fragmentaria y mal preservados.

Otros casos de aves marinas son el de la pardela (*Puffinus tedfordi*†), las dos alcas sin vuelo (*Premancalla*† y *Mancalla cedrosensis*†) y la de una alcita (*Cerorhinca minor*†). Otro caso es el de un morfotipo de flamenco, que era nadador y más grande que los actuales (*Megapaleolodus opsigoni*†), siendo este su registro más austral y que, al parecer, está relacionado con el género *Palaeolodus*† reportado en localidades europeas, por lo que su presencia puede ser resultado de un intercambio con el Viejo Mundo, aunque por el momento no se puede abundar en la discusión de este asunto, pues en México solo se ha identificado en una localidad.

En localidades más continentales del Neógeno también se encuentran otros ejemplos. En Yepómera, Chihuahua, se registran tres patos extintos: *Wasonaka yepomerae*†, *Eremochen russelli*† y *Anas bunkeri*†. Todos ellos arribaron desde el norte de América, siendo estos sus registros más sureños. También se encuentran los registros más antiguos de los flamencos modernos (*Phoenicopterus*), en Chihuahua y en Puebla, lo que indica una distribución mucho más amplia que la actual. En La Goleta, Michoacán, se encontró un ave planeadora gigante (*Ailornis*†) relacionada con los vultúridos, aunque sus relaciones filogenéticas detalladas son todavía inciertas. La causa de estos procesos puede estar estrechamente relacionada con los diversos y severos cambios climáticos que se registraron a lo largo del Neógeno.

Para el Pleistoceno, los procesos de extinción que se pueden documentar son de aves acuáticas como zambullidores (*Plyolimbus baryosteus*†, *Podiceps parvus*†), patos (*Oxyura zapatima*†), cormoranes (*Phalacrocorax goletensis*† y *P. chapalensis*†) y dos cigüeñas (*Mycteria wetmorei*† y *Ciconia* cf. *maltha*†). De aves terrestres se tienen un pavo (*Meleagris crassipes*†) y un periquito serrano (*Rhynchopsitta phillipsi*†), además de varias de tipo carroñero o predador (*Teratornis merriami*†, *Breagyps clarki*†, *Wetmoregyps daggetti*†, *Neogyps errans*†, *Neophrontops americanus*†, *Buteogallus fragilis*†, *Spizaetus grinelli*†, *Strix brea*†). La diversidad de este registro contrasta con la del resto de América del Norte, donde la mayoría son depredadores y se asocian a las extinciones de megafauna provocadas por el hombre, cuyo efecto se-

Cuadro 9.6 Diversidad paleornítica registrada y categorías de conservación

Categoría	Pleistoceno	Neógeno	Preneógeno
Total registros	140	14	2
Extintos	19	10	2
Extirpados[a]	2	1	
Locales[b]	14[c]	3	1

[a] Poblaciones de un taxón que han desaparecido en una unidad de área.
[b] Se refiere a taxones que solo se han identificado o descrito en alguna localidad mexicana.
[c] Incluye géneros que actualmente se consideran endémicos (*Toxostoma*, *Turdus*).

cundario fue afectar a predadores y carroñeros (Corona-M. 2002). Por tanto, es posible que aquí deban de considerarse también otras causas locales, como los fenómenos geológicos que afectaron la Faja Volcánica Transmexicana, pero de manera particular la Cuenca de México.

El registro de este grupo no permite hablar todavía de taxones originarios con relaciones filogenéticas y cronológicas bien establecidas, en todo caso se puede hablar de aquellos grupos con registros locales, es decir, que solo se han registrado en localidades mexicanas o de aquellos otros que se consideran endémicos y tienen una representación fósil (cuadro 9.6).

Migraciones

Si bien se sabía que la avifauna mexicana reciente es producto del intercambio del norte y el sur del continente, en combinación con fenómenos endémicos (Escalante *et al.* 1998), a partir del análisis del registro fósil se ha formulado una hipótesis de trabajo que permite observar señales intermitentes de ese intercambio (Corona-M., com. pers.).

Para el Preneógeno, y en el caso de las aves marinas neogénicas, no se pueden establecer tendencias migratorias dada la escasez de localidades y registros. En el caso de las aves continentales, a partir del Neógeno tardío se observa un incremento de la proporción de géneros sudamericanos —un poco mayor en el área templada que en la tropical, probablemente debido a los corredores de dispersión que se establecieron a partir de la unión de Centro y Sudamérica.

Por su parte, durante el Pleistoceno, el elemento que crece es el de América del Norte tropical, lo que aunado a los cambios climáticos y fenómenos geológicos locales dio la pauta para la diversificación de géneros y el surgimiento de endemismos. Es decir, lo que se constituye como el territorio nacional era una amplia zona de tránsito hacia ambos lados del continente, tanto previa como posterior al evento de intercambio.

Algunos ejemplos de este tránsito se pueden ubicar en cuatro grupos: *1*] las aves que avanzan hacia la parte austral del continente, como algunos patos, los zambullidores, las garzas y las cigüeñas; entre las terrestres están las chachalacas, las codornices de bosque, el zopilote aura, varias águilas y tecolotes, las chotacabras y varios carpinteros. Algunos taxones de este grupo tienen capacidades limitadas de dispersión y una mayor dependencia del hábitat, por lo que seguramente su tránsito fue más dilatado y acorde con los continuos cambios latitudinales de vegetación asociados a los periodos glaciares e interglaciares, aspectos que seguramente en el futuro podrán ser mejor interpretados; *2*] aquellas aves con claras afinidades neárticas y que actualmente son visitantes invernales, como los gansos, pelícanos, cormoranes, grullas y algunas vadeadoras; *3*] en otro grupo, que no encuentra condiciones para seguir el tránsito hacia el sur, están el guajolote, algunas codornices, el águila real, el correcaminos, la pachacua y las cotorras serranas. Con la excepción de estas últimas, el resto ocupa actualmente ambientes abiertos o de matorrales —es decir, de climas secos—, lo que probablemente constituyó una barrera efectiva para su paso. Además, estos géneros muestran procesos de especiación que seguramente se efectuaron en partes del territorio de México durante esta temporalidad y que están poco estudiados (Lovette 2005), y *4*] aquellos grupos de origen sudamericano que migran al norte, entre ellos las codornices, las tórtolas y algunos pericos. Un probable caso fallido de migración es el registro de la urraca morada, que hoy se distribuye en un ámbito netamente sudamericano, y que tampoco tiene registros en Centroamérica. Se piensa que algunos de estos procesos de tránsito se continuaron durante el Holoceno, aunque debe de hacerse un estudio más detallado al respecto.

Cambios en los patrones geográficos

En la Península de Baja California también se observan casos de modificaciones en la geografía de algunas aves. Mientras que en el Neógeno los alcatraces (*Morus*) eran parte del paisaje costero y pelágico del Pacífico, estos quedan extirpados y actualmente el grupo solo tiene poblaciones en el Atlántico. En cuanto a las poblaciones de bobos (*Sula*) en el Pacífico, se observa que entre el Pleistoceno y la actualidad hay un ligero pero detectable desplazamiento latitudinal en los sitios donde son residentes, y solo algunas poblaciones mantienen colonias reproductoras (Warheit 2002).

En el Pleistoceno continental se puede documentar que el flamenco (*Phoenicopterus ruber*) fue un habitante típico de los antiguos lagos en la Faja Volcánica Transmexicana, mientras que en el Reciente solo se encuentra como población residente en Ría Lagartos y Ría Celestún, en Yucatán, aunque ocasionalmente llega a encontrarse en la costa de Quintana Roo y el norte de Belice. Esta reducción, al igual que las numerosas extinciones observadas en la Cuenca de México, sugiere una influencia del medio más que la acción humana (Corona-M. 2003); sin

embargo, este es un tema debatible y la evidencia no es clara en el caso mexicano para este grupo biológico.

9.4.4 Peces dulceacuícolas

Diversidad taxonómica

El término pez se usa en sentido artificial para agrupar a los vertebrados acuáticos que conservan las branquias durante toda su vida y poseen aletas como apéndices locomotores. Así, el término es aplicado a ocho clases de vertebrados: Myxini, Pteraspidomorphi†, Cephalaspidomorphi, Placodermi†, Acanthodii†, Chondrichthyes, Sarcopterygii y Actinopterygii, de los cuales en México se conocen como fósiles los tres últimos. A escala mundial los peces son los vertebrados más diversos (más de 24 500 especies, aproximadamente 55% de los vertebrados recientes).

Los peces dulceacuícolas son aquellos que normalmente viven en aguas con una salinidad no mayor de 5‰ y en México representan aproximadamente 20% de los peces nativos actuales, con más de 450 especies, cifra que no incluye los peces marinos que pueden habitar temporalmente los cuerpos y corrientes de agua costeros.

Respecto a su registro fósil en México, se conocen especies del Cretácico de afinidad dulceacuícola, como un pez pulmonado y un catán, el primero de rocas no especificadas y el segundo de los esquistos de la Formación Packard (Grupo Cabullona) que probablemente correspondan a ambientes continentales o cercanos a ellos; también se ha registrado un macrosémido —pez de afinidad marina— en rocas que quizá corresponden a un ambiente lagunar con aportes importantes de agua dulce (Alvarado-Ortega *et al.* 2006). Las formas dulceacuícolas más antiguas conocidas con certeza son del Mioceno y corresponden a faunas modernas, época a partir de la cual el registro del grupo es continuo (Fig. 9.8), con fósiles de nueve familias: Salmonidae (salmones y truchas), Cyprinidae (popochas, juiles y otros), Catostomidae (matalotes), Ictaluridae (bagres), Goodeidae (mexcalpicles, cheguas, trompitos y otros), Poeciliidae (guatopotes), Cyprinodontidae, Atherinopsidae (charales y peces blancos) y Centrarchidae (lobinas o róbalos) (Barrios-Rivera 1985). Las especies registradas suman 29, pero este número podría incrementarse a 34 de confirmarse la validez de cinco formas no descritas, lo que elevaría, a su vez, a 26% las especies fósiles extintas. Las familias que presentan mayor diversidad fósil son los ciprínidos, los goodeidos y los aterinópsidos.

Patrón de evolución (extinción y origen)

El registro fósil de este grupo en México es fragmentario e incompleto y así es difícil proponer centros de origen o establecer patrones evolutivos locales basados en él. No obstante, sabemos que la ictiofauna mexicana moderna tiene varios componentes (Minckley *et al.* 2005). El más arcaico de ellos deriva de la fauna cretácica y es de origen norteño (Lepisosteidae y Acipenseridae) y los demás, más modernos, se integran al recién emergido territorio mexicano a lo largo del Cenozoico: un grupo procede del norte de América (*e.g.* Cyprinidae, Percidae, Centrarchidae) y va penetrando a medida que los cambios fisiográficos ocurren en la parte media y alta de las cuencas hidrológicas (Álvarez del Villar 1978), principalmente; otro grupo procede del sur de América (*e.g.* Cichlidae, Pimelodidae, Characidae) y su avance ocurre generalmente por la parte baja de los ríos; y un tercer grupo es vicario y por lo general endémico, y evoluciona en la parte central del país a la par que los movimientos tectónicos y las regresiones los van aislando del medio marino (*e.g.* Goodeidae, Atherinopsidae), o permanece asociado a las aguas continentales de las planicies costeras (*e.g.* Batrachoididae, Bythitidae). Basados en los patrones de distribución de las especies recientes, se reconocen ocho provincias ictiofaunísticas que corresponden en esencia a las principales cuencas hidrológicas, en donde se observan endemismos regionales (Baja California, Vertiente Noroeste del Pacífico, Río Balsas, Chiapas-Nicaragua, Mesa del Norte, Complejo Tamesí-Pánuco, Mesa Central y Usumacinta).

En cuanto al fenómeno de extinción, solo se conocen cuatro especies extintas descritas y pertenecen a la fauna recolectada en Chapala y Ameca, en el estado de Jalisco; un patrón semejante se observa en las cinco formas no descritas y que posiblemente también correspondan a especies extintas, pues casi todas han sido recolectadas en Chapala y solo una en la Cuenca de México. La extinción de un salmónido y un centrárquido en la región de Chapala sugiere cambios importantes de temperatura en esa área.

Migraciones

El registro de la ictiofauna fósil está documentado a la fecha en 30 localidades distribuidas en 11 entidades federativas (Fig. 9.8); la mayoría de las localidades están concentradas en la región central del país —en particular en el área de Chapala—, en los antiguos lagos de la Cuenca de México y en la Cuenca del Pánuco. Dado que la mayo-

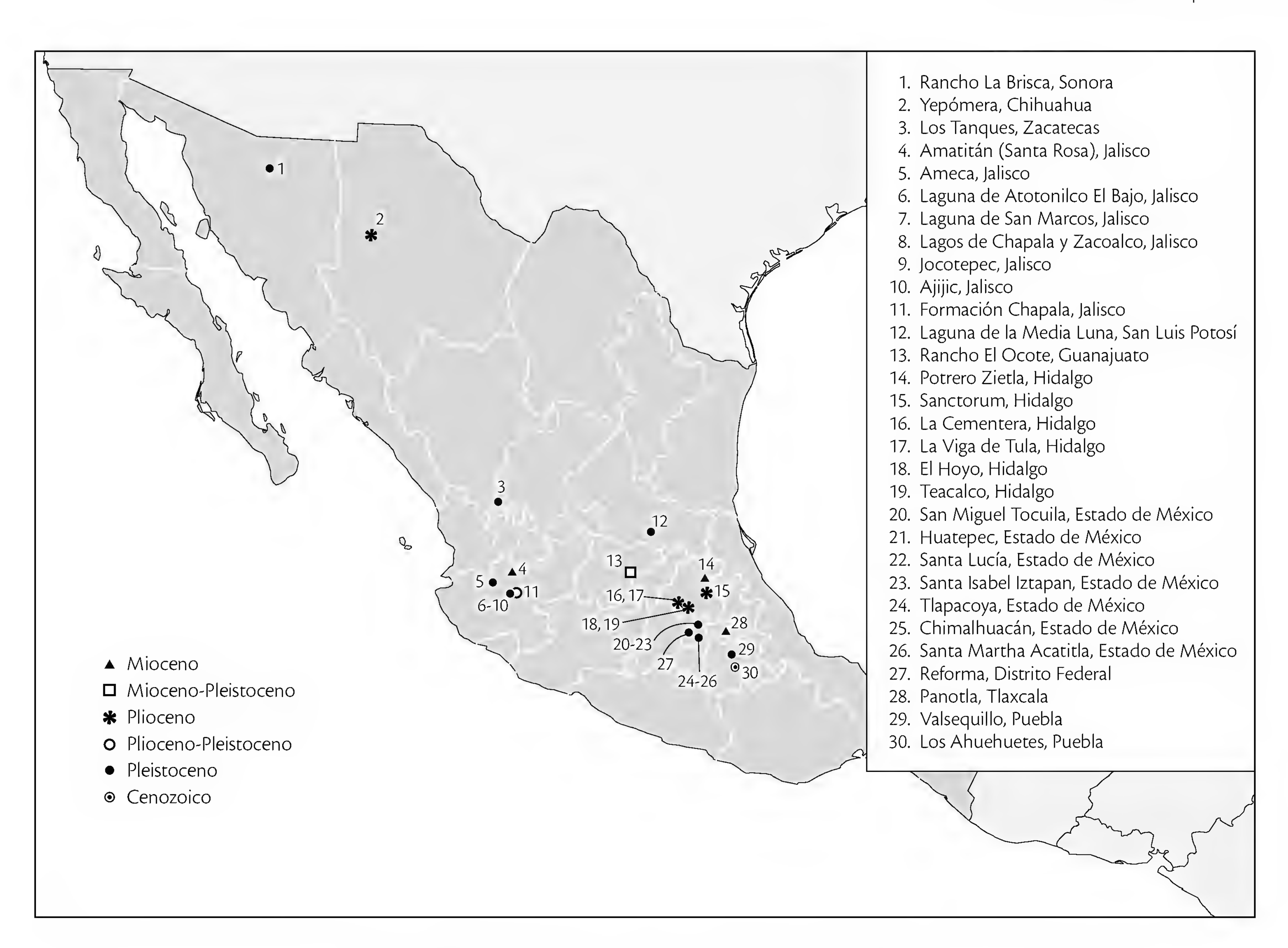


Figura 9.8 Localidades con peces fósiles dulceacuícolas.

ría de los registros corresponden a temporalidades pleistocénicas y que equivalen a tiempos relativamente recientes, casi todas las especies implicadas aún se localizan o localizaban en el área en tiempos históricos; más aún, los registros miocénicos y pliocénicos de los goodeidos y los pliocénicos de los catostómidos e ictalúridos confirman esta observación en el nivel de familia. Una vez más, la evidencia fósil es relativamente pobre para sustentar por sí sola una hipótesis sobre migración, por lo que en general se acude a la información de las especies recientes. Así, se observan varias rutas de penetración, por ejemplo una parte de la fauna neártica penetró por el lado occidental del país (*e.g.* las familias Salmonidae, Petromyzontidae y posiblemente la Goodeidae) y la otra por el lado oriental (*e.g.* las familias Lepisosteidae, Percidae y Centrarchidae), mientras que las formas tropicales han migrado del sur por ambas vertientes, e incluso hay casos en los que es posible encontrar los mismos géneros en ambos lados (*e.g. Astyanax*, *Rhamdia*, *Poecilia*).

Cambios en los patrones geográficos

La distribución de los fósiles coincide, en esencia, con la que tienen ahora las familias involucradas, a excepción de los salmónidos y de los centrárquidos. Actualmente, el límite sur de distribución de los centrárquidos está en la Cuenca del Río Bravo y el de los salmónidos está en la del Río Presidio. Así, la distribución de esas familias en el Pleistoceno llegaba más al sur y al interior (Lago de Chapala). Otra prueba de la existencia en el pasado de ambientes propicios para el establecimiento de peces propios del norte del país y del continente son las lampreas (petromizóntidos) de Michoacán y Jalisco, que aunque no se conocen como fósiles tienen una distribución anómala al ser las únicas que se encuentran a 19° y 20° de latitud, constituyéndose en un ejemplo de especies relictas.

9.4.5 Moluscos continentales pleistocénicos de México

Los moluscos continentales actuales de México están integrados por 41 familias terrestres y 16 familias dulceacuícolas. Aunque grandes regiones en el país permanecen sin explorar, consideramos que nuestro conocimiento es de aproximadamente 10% de esta fauna. El estudio de los moluscos continentales fósiles comenzó en México poco antes de la segunda mitad del siglo XX y su conocimiento en la actualidad es incipiente y heterogéneo; se han registrado en estratos del Cretácico superior y del Cenozoico (Barrientos y Monge-Nájera 2003). Esta sección se ocupa de las especies del Cuaternario.

Se hizo una compilación de información bibliográfica y de manuscritos inéditos, que considera las especies (en orden filogenético), las localidades pleistocénicas en México, la distribución en el pasado geológico y actual, así como el hábitat de las especies y su posible origen. Estos datos se presentan de manera resumida en el cuadro 9.7 y provienen de nueve localidades: dos en Yucatán y siete de los estados de Coahuila, San Luis Potosí, México, Puebla, Chiapas, Michoacán y Distrito Federal que se encuentran descritos en el cuadro 9.8.

Dos localidades pueden ser pleistocénicas o pospleistocénicas (3 y 5) (Morrison 1945), y dos del Holoceno temprano (4 y 9); las especies ahí encontradas posiblemente habitaron tales sitios desde el Pleistoceno final. La localidad 4 posee una comunidad lacustre (paleolago) en la que debió haber algún manantial, somero en general pero con zonas más profundas; las localidades 4 y 5 comparten las mismas características de la 3 (son estratos

Cuadro 9.7 Lista de especies de moluscos continentales pleistocénicos mexicanos, distribución, hábitat y posible origen

Familia	Especie	Localidades*	Distribución actual-hábitat	Distribución antes del Reciente	Origen
Phylum Mollusca, clase Gastropoda					
Subclase Prosobrachia					
Helicinidae	*Helicina ghiesbreghti* Pfeiffer, 1856	9	Chiapas, Guanajuato, Guatemala; arbustos y matorrales en bosque tropical caducifolio	Pleistoceno	Neotropical mesoamericano
Valvatidae	*Valvata humeralis* Say, 1829	3, 4, 5	Lago de Pátzcuaro; zona profunda de los lagos	Plioceno-Pleistoceno. Wyoming, Idaho, EUA	Desconocido
Cyclophoridae	*Neocyclotus dysoni berendti* (Pfeiffer, 1861)	7, 8	México y Centroamérica; estrato vegetal del bosque tropical caducifolio	Pleistoceno	Sudamericano
Annulariidae	*Choanopoma largillierti* (Pfeiffer, 1846)	7, 8	Yucatán, Campeche, Quintana Roo y Belice; estrato herbáceo de bosque tropical, calcícola	Pleistoceno	Las Antillas
Hydrobiidae	*Durangonella mariae* Morrison, 1945	4, 5	Desconocida; paleolago	Pleistoceno u Holoceno temprano	Desconocido
	Durangonella dugesiana Morrison, 1945	3	Desconocida; paleolago	Pleistoceno u Holoceno temprano	Desconocido
Pleuroceridae	*Pachychilus indiorum* (Morelet, 1849)	9	Chiapas; ríos de baja energía con sustrato suave	Pleistoceno	Neotropical
	Pachychilus largillierti (Philippi, 1843)	9	Chiapas; ríos de baja energía con sustrato suave	Pleistoceno	Rama ancestral de Cerithidae, eotropical
Subclase Pulmonata					
Carychiidae	*Carychium exiguum* (Say, 1822)	2	E de EUA y Canadá, zonas de gran altitud en Nuevo México, San Luis Potosí, Veracruz y Nuevo León, en sitios templados muy húmedos, casi siempre cerca del agua	Plioceno tardío (Kansas) al Reciente. Terranova, Canadá a Colorado y Grandes Llanuras, EUA	Eurasiático

Cuadro 9.7 [*continúa*]

Familia	Especie	Localidades*	Distribución actual-hábitat	Distribución antes del Reciente	Origen
Lymnaeidae	*Lymnaea attenuata* (Say, 1829)	2	Cuenca de México, Lago de Catemaco, Veracruz. Lagos someros con vegetación		Desconocido
	Stagnicola (Bakerilymnaea) cockerelli (Pilsbry y Ferriss, 1906)	6	W de EUA. Cuerpos de agua estacionales, soportan la sequía	Pleistoceno al Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
	Fossaria dalli (Baker, 1907)	2, 6	N de EUA. Semiacuática, lugares húmedos y pantanosos	Plioceno temprano al Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
	Fossaria modicella (Say, 1825)	6	Canadá, E y S de EUA, Sonora y Chihuahua. Playas lodosas de lagos someros	Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
Physidae	*Physa* cf. *P. mexicana* Philippi, 1841	2	Del Valle Central de California, EUA, México y hasta Costa Rica. Aguas perennes		Probablemente México
	Physa acuta (Draparnaud, 1805) = *Physa osculans* Haldeman, 1841	5	Texas, EUA, Cuenca de México, Veracruz, Lago de Pátzcuaro, Michoacán. Cuerpos de agua tranquila		NE de EUA
Planorbidae	*Gyraulus circumstriatus* (Tryon, 1866)	2	Franja entre el S de Canadá y N de EUA, Montañas Rocosas, Coahuila. Cuerpos de agua estacionales	Pleistoceno medio al Reciente. Sur de las Grandes Llanuras	Eurasiático
	Gyraulus parvus (Say, 1817)	5, 6	Alaska, S. de Canadá, EUA, Sonora	Plioceno medio (Kansas) al Reciente. Sur de las Grandes Llanuras, EUA	Eurasiático
	Planorbella tenue (Dunker, 1844) = *P. tenue chapalense* (Pilsbry, 1920)	5, 6	SW de Oregon, EUA, al S del Altiplano mexicano; Baja California, Sonora, Sinaloa, Veracruz. Cuerpos de agua estacionales lénticos	Plioceno (California) al Reciente	Americano
Ancylidae	*Ferrissia* Walker, 1903 *Ferrissia* sp.	5	Norte y Centroamérica, África, Asia, Europa, Baja California y Yucatán. Aguas permanentes con vegetación emergente	Pleistoceno	Desconocido
Pupillidae	*Pupilla blandi* Morse, 1865	1, 2, 6	Montañas Rocosas, EUA. Bosques y praderas en sitios elevados	Plioceno tardío (Texas) al Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Eurasiático
	Pupilla muscorum (Linneo, 1758)	2	Circumpolar, Alaska, Canadá, E, W, S de EUA, Eurasia, N de África. Lugares fríos, altos y boscosos protegidos, con poca humedad	Mioceno tardío (Wyoming) al Reciente. Grandes Llanuras, EUA; Cedral, México	Eurasiático
	Pupilla syngenes dextroversa (Pilsbry y Vanatta, 1900)	2	Montañas Rocosas, EUA. En laderas bien drenadas, entre rocas y pasto	Pleistoceno tardío. Arizona, EUA	Eurasiático

Cuadro 9.7 [*continúa*]

Familia	Especie	Localidades*	Distribución actual-hábitat	Distribución antes del Reciente	Origen
Vallonidae	*Vallonia gracilicosta* Reinhardt, 1883	1, 2	Montañas Rocosas, partes altas del SW de EUA. Estrato vegetal húmedo en zonas arboladas	Plioceno tardío (Kansas) al Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
Vertiginidae	*Vertigo dalliana* Sterki, 1890	2	California, EUA. Hábitat desconocido		Desconocido
	Vertigo ovata Say, 1822	2, 6	Alaska, E de Canadá y E. y S de EUA, Florida, Antillas; San Luis Potosí, BCS. Ambientes húmedos y sombreados cerca de agua y pantanos	Plioceno temprano (Oklahoma) al Reciente. Grandes Llanuras, EUA; Cedral, San Luis Potosí	Autóctono Neártico
	Gastrocopta cristata (Pilsbry y Vanatta, 1900)	2	Nebraska, Kansas, Oklahoma, S de Arizona, W de Texas, EUA. Sitios semiáridos en praderas altas y laderas arboladas	Plioceno tardío (Arizona) al Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Nativa del SW de EUA
	Gastrocopta pellucida hordeacella (Pilsbry, 1890)	2	Costa Atlántica de Nueva Jersey a Florida, SE de California a Texas; Baja California Sur, Sonora, Tamaulipas, San Luis Potosí, Veracruz, Yucatán. Áreas abiertas con árboles y arbustos esparcidos	Plioceno tardío (Texas y Kansas) al Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Probablemente México
	Gastrocopta prototypus (Pilsbry, 1899)	2	Michoacán, Jalisco, Guatemala, S de Arizona y SW de Nuevo México. Hojarasca sobre el suelo	Pleistoceno tardío al Reciente. Arizona, EUA	Ancestro neotropical
	Gastrocopta tapanniana (Adams, 1842)	2	Montañas Rocosas, montañas altas de Arizona, NE de EUA y Canadá. Laderas sombreadas cerca de arroyos	Plioceno tardío (Kansas) al Reciente. Grandes Llanuras	Desconocido
Cochlicopidae	*Cochlicopa lubrica* = *Cionella lubrica* (Müller, 1774)	1, 6	Holártica, circumpolar, Eurasia, Norteamérica, China, Japón, NW de África; Nuevo León y Chihuahua. Entre la hojarasca húmeda, bajo rocas en lugares muy sombreados	Pleistoceno. Viejo y Nuevo Mundo, en América en las Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
Orthalicidae	*Rabdotus dealbatus* (Say, 1821)	1	N de México (E de la Sierra Madre Oriental y S de EUA. Arborícola y calcícola, sobre el suelo en época de lluvias; en zonas áridas y semiáridas	Pleistoceno. Texas	Endémico de Norteamérica
	Drymaeus serperastrum (Say, 1829)	7, 8	Texas, EUA, Tamaulipas a Yucatán y Chiapas, México. Arborícola, en bosque tropical		Sudamérica
	Orthalicus princeps (Broderip, 1833)	7, 8, 9	Zonas cálido-húmedas del Pacífico y Atlántico de México y Centroamérica. Arborícola en bosque tropical		Sudamérica

Cuadro 9.7 [*continúa*]

Familia	Especie	Localidades*	Distribución actual-hábitat	Distribución antes del Reciente	Origen
Urocoptidae	*Eucalodium marianum* (Bartsch, 1943)	9	Chiapas, México. En sustrato rocoso y hojarasca de bosque tropical perennifolio y caducifolio		Sudamérica
Spiraxidae	*Euglandina* cf. *carmenensis* (Morelet, 1849)	7	Yucatán, Isla del Carmen, Campeche, México, Guatemala y Honduras. Bosque tropical, carnívora		Desconocido
	Euglandina cylindracea (Phillips, 1846)	7, 8	Yucatán, Isla del Carmen, Campeche, Quintana Roo, Chiapas, México, Guatemala y Costa Rica. Bosque tropical, carnívora		Desconocido
	Euglandina immemorata Pilsbry, 1907	2	Nuevo León, México. Bosque de pino-encino, hojarasca y clima templado subhúmedo		Desconocido
Helicodiscidae	*Helicodiscus eigenmanni* Pilsbry, 1900	1	SW de EUA, Colorado, Dakota del Sur, Sonora, Chihuahua y Puebla. En cuevas	Pleistoceno. Texas	Autóctona neártica
	Helicodiscus singleyanus (Pilsbry, 1890)	2	NE, S y centro de EUA, porción media de Florida, Tamaulipas, Sonora y Oaxaca. En laderas expuestas o bajo la hojarasca en sitios protegidos	Plioceno tardío al Reciente. Grandes Llanuras	Sección templada cálida neártica
Discidae	*Discus whitneyi* (Newcomb, 1864)	1	Alaska, Islas Aleutianas, Canadá, EUA y N de Chihuahua. Campos abiertos y límite de bosques	Plioceno medio al Reciente. Sur de las Grandes Llanuras	Eurasia
Oreohelicidae	*Radiocentrum orientalis* Metcalf, 1980	1	El género se distribuye en Arizona, Nuevo México, Baja California Sur, NW, NE y SE de Chihuahua. Acantilados con poca vegetación (encinos enanos, cactáneas) en las salientes o en pilas de rocas rociadas por cascadas, cerca de la caída de agua		Desconocido
Gastrodontidae	*Zonitoides arboreus* (Say, 1816)	1	Neártica. Canadá a Costa Rica, Antillas. Zonas arboladas o abrigadas con humedad moderada, bajo la corteza de troncos o piedras	Pleistoceno. EUA	América del Norte
Succineidae	*Especie 1*	1	Prácticamente todo el mundo. En sitios húmedos	Plioceno a Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
	Especie 2	2	Prácticamente todo el mundo. En sitios húmedos	Plioceno a Reciente. Grandes Llanuras, EUA	Desconocido

Cuadro 9.7 [*concluye*]

Familia	Especie	Localidades*	Distribución actual-hábitat	Distribución antes del Reciente	Origen
Euconulidae	*Euconulus fulvus* (Müller, 1774)	2	Circumpolar, Eurasia, N de África, Carolina del Norte, Texas, Nuevo México, Arizona y los estados del Pacífico, EUA; Sonora y Chihuahua. Entre hojas húmedas, bajo troncos podridos, en sitios bien sombreados, envés de las hojas de árboles y arbustos	Plioceno medio (Kansas y Oklahoma) al Reciente. Ambos lados del Atlántico; en América en las Grandes Llanuras	Desconocido
Vitrinidae	*Hawaiia minuscula* (Binney, 1841)	2	Circumpolar, SE Canadá, Maine a Florida, Grandes Llanuras y SW de EUA; Baja California, Sonora, Tamaulipas, San Luis Potosí, Veracruz, Puebla, Nayarit y Yucatán. Hojarasca de sitios templados y subtropicales	Plioceno y Pleistoceno. En la mayor parte de EUA, excepto en los estados del Pacífico y del Atlántico	Americano
Zonitidae	*Glyphyalinia indentata paucilirata* (Morelet, 1851)	1	En ambos lados del Trópico de Cáncer, del SW de EUA hasta México y Guatemala. Bosques templados a altas elevaciones	Pleistoceno. De Illinois e Indiana hasta Texas y Luisiana, EUA.	SE de los Montes Apalaches
Limacidae	*Deroceras laeve* (Müller, 1774)	2	Del Ártico a la porción media de Florida, México y Centroamérica. En sitios húmedos bajo la hojarasca y sobre rocas o paredes de acantilados húmedos	Plioceno a Pleistoceno. Quebec, Canadá; Ohio a Luisiana y Arizona, EUA	Eurasiático
PHYLUM MOLLUSCA, CLASE BIVALVIA					
SUBCLASE HETERODONTA					
Pisidiidae	*Musculium subtransversum* (Prime, 1860)	5	Distrito Federal, Michoacán. Ríos, estanques o lagos, enterrados en lodo suave		Desconocido
	Pisidium casertanum (Poli, 1791)	2	América, Eurasia, Australia, Nueva Zelanda, S de África; Veracruz. Lagos, ríos o riachuelos lénticos	Plioceno temprano (Oklahoma) al Reciente. Viejo y Nuevo Mundos; Grandes Llanuras, EUA	Desconocido
	Pisidium Pfeiffer, 1821 *Pisidium* sp.	5	Género de la familia más ampliamente distribuido en todo el mundo. Lagos grandes o pequeños, ríos o arroyos, sobre la vegetación acuática o enterrados en el lodo	Eurasia, Norteamérica, Sudamérica, Japón	Desconocido

* Véase cuadro 9.8.

Cuadro 9.8 Localidades con moluscos continentales pleistocénicos de México

1 Posiblemente Pleistoceno	Serranía del Burro, Mpio. de Villa Acuña, Coahuila. 29° 00′ 30″ Lat. N, 102° 05′ 55″ Long. W
2 Pleistoceno tardío	Rancho La Amapola, 1.7 km al SE de Cedral, San Luis Potosí. 23° 48′ 36.6″ Lat. N, 100° 42′ 58.2″ Long. W, 1 603 msnm
3 Pleistoceno tardío u Holoceno temprano	Cerca de Andocutira, Michoacán
4 Holoceno temprano	Lago de Chalco, Estado de México
5 Pleistoceno tardío u Holoceno temprano	Lecho (o estrato) seco del Lago de Tláhuac, 20 km al E de Xochimilco, Distrito Federal
6 Pleistoceno tardío	113 km SE de la ciudad de México, Formación Grava Valsequillo, Valle de Puebla
7 Pleistoceno tardío	Grutas de Loltún, 7 km al S de Oxkutzcab, Yucatán. Cavidad Huechil. Unidad El Túnel
8 Pleistoceno tardío	Grutas de Loltún, 7 km al S de Oxkutzcab, Yucatán. Cavidad Huechil. Unidad El Toro
9 Holoceno temprano fechado en cerca de 9 300 años antes del presente	Cueva de Santa Marta, 7.5 km al NW de Ocozocuautla, Chiapas, 16° 48′ 55″ Lat. N, 93° 25′ 25″ Long. W. Capas XVI-XX

antiguos del Gran Lago de la Cuenca de México, hoy desecado casi totalmente).

La comunidad de la localidad 1 está integrada básicamente por especies de ambiente templado y humedad moderada, así como por la especie *Rabdotus dealbatus*, de ambiente semiárido. Tal comunidad es muy diferente de las actuales, que tienen una marcada afinidad con las de la Sierra Madre Oriental (Metcalf 1980); las localidades 7 y 8 estaban inmersas y prevalecen hasta nuestros días en un ambiente tropical (Polaco 1982). La comunidad de la localidad 6 (Taylor 1967) es la más diversa tanto en formas terrestres (14, solo seis identificadas) como dulceacuícolas (18), y junto con la comunidad de la localidad 2 —ahora con clima semidesértico— indican un ambiente más húmedo y frío en aquella época. Ambas comunidades contienen especies que ahora no conviven juntas y que habitan en ambientes distintos (comunidades como estas no se conocen en la actualidad); la localidad 9 es típicamente neotropical y las especies aún viven en la región (Valentín-Maldonado 1996).

De acuerdo con el cuadro 9.7 se resume la siguiente información: las especies registradas pertenecen a ocho familias dulceacuícolas (3 Prosobranchia, 4 Pulmonata y 1 Bivalvia) y 21 terrestres (3 Prosobranchia y 17 Pulmonata), que representan 43.7% y 51.2%, respectivamente, del total de familias conocidas en México en la actualidad; en total se registran 51 especies, las dos de la familia Succineidae permanecen indeterminadas. La distribución pretérita de las especies registradas, con excepción de las localidades 7 a 9, abarcaba una zona más amplia que comprendía desde las Grandes Llanuras en Estados Unidos hasta el Altiplano mexicano, es decir, la distribución actual en general ha cambiado. Algunas especies habitan en sitios con mayor altitud y hacia el norte, otras se desplazaron hacia el NE o el W, sin distribuirse tan al sur o tan al norte; otras han conservado su antigua distribución y algunas más ahora son circumpolares o cosmopolitas, debido en parte a las actividades humanas. Del total de especies, ocho no se han registrado en México hasta ahora. En cuanto a su procedencia, 15 son originarias de América del Norte, seis de Sudamérica, ocho de Eurasia —que migraron por el Estrecho de Bering—, una de las Antillas y 22 son de origen aún desconocido (Bequaert y Miller 1973; Hibbard y Taylor 1960). Es necesario explorar vastas regiones de México que no han sido visitadas por especialistas, tanto en el caso de moluscos actuales como fósiles, para tener un panorama claro y confiable respecto al origen, distribución y migración de las especies.

9.4.6 Plantas

La biodiversidad actual en México comienza su integración en el Cretácico, conforme los mares se retiraron, se formaron las cadenas montañosas y las planicies se fueron situando tanto al nivel del mar como en el interior continental. Al desarrollarse estos escenarios se incrementó el número de organismos y sus opciones de establecimiento aumentaron. Como los fenómenos geológicos que crearon los nuevos escenarios se desarrollaron en general de norte a sur, es de suponer que, cuando menos durante el Cretácico y el Paleógeno, las relaciones bióticas de México fueron más fuertes con el resto de América del Norte y solo hacia finales del Neógeno —cuando la distancia entre las Américas se acorta y se forma el Istmo de Panamá— se puede detectar una mayor influencia de la biota de Sudamérica en México

(Cevallos-Ferriz y González-Torres 2006). Las evidencias aún son escasas pero ciertamente muestran que estas tendencias son reales e invitan a profundizar los estudios alrededor de ellas para comprender realmente la historia del origen de la biodiversidad en México a lo largo del tiempo geológico.

Las plantas en el Cretácico muestran diversidad importante en ambientes que se interpretan como semejantes al del trópico húmedo actual, aunque la composición florística es distinta. Por ejemplo, en Coahuila hace 70 Ma crecieron plantas acuáticas o subacuáticas como *Decodon* (Lythraceae), *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae), *Eocaltha* (Ranunculaceae), y de Sonora se conoce *Tarahumara* (Haloragaceae); en ambas regiones, varios tipos de palmeras (Arecaceae). Sobre el continente, en las dos se ha documentado *Parahyllanthoxylon*, una madera que representa el tronco de plantas de distintas familias (*e.g.* Anacardiaceae, Burseraceae, Lauraceae, Flacourtiaceae, etc.), difíciles de distinguir solo con base en la anatomía del xilema. Otros grupos de plantas reconocidos con base en estudios de maderas recolectadas en rocas de hace 70 a 65 Ma en Coahuila incluyen representantes de Fagaceae y Malvaceae, además de otras de difícil identificación aun a niveles taxonómicos altos. Las hojas, por otro lado, vuelven a sugerir la presencia de plantas relacionadas con Lauraceae y Anacardiaceae, pero documentan otros grupos entre los que resaltan Menispermaceae, Cornaceae y Davidaceae. Otra información interesante sobre la biodiversidad en aquel tiempo la proporcionan las estructuras reproductivas entre las que resaltan flores que se asocian con Rhamnaceae o frutos que demuestran la presencia de Musaceae (*Striatornata*), cf. Strelitziaceae (*Tricostatocarpon*), Arales, Phytolaccaceae, Cornaceae y Davidaceae.

Del Paleoceno-Eoceno hay poca información basada en macrofósiles, aunque los microfósiles sugieren que la flora del este de América del Norte se extiende a México a lo largo de la llanura costera. Los pocos frutos que se conocen de la Formación Carroza apoyan esta interpretación ya que las Leguminosae son un componente importante en toda esta área. Estos fósiles (*e.g. Inga, Senna*) respaldan la larga historia del grupo en América del Norte y cuestionan su arribo a México en tiempos relativamente recientes a través del Istmo de Panamá (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz 2005).

Durante el Oligoceno o el Oligoceno-Mioceno, el grupo de las Leguminosae se extiende del NE de México hasta la costa oeste, como lo muestran las maderas de Baja California Sur (*e.g. Andiroxylon, Copaiferoxylon, Mimosoxylon*) y hacia el sur hasta Puebla, como lo atestigua la presencia de otros taxa representados por frutos y hojas (*e.g. Inga, Pithecellobium, Mimosa, Sophora, Robinia*). El aumento en diversidad de estas plantas, conforme se exponen nuevas áreas, continúa reforzando la idea de la influencia de las plantas de comunidades de latitudes mayores sobre las de México. Otros grupos de plantas recolectadas junto con estas refuerzan las ideas del aumento de la biodiversidad de México. Las Anacardiaceae de Baja California (*Tapirira*) y Puebla (*e.g. Rhus, Pistacia, Comocladia, Pseudosmodingium*), las Berberidaceae (*Mahonia* y *Berberis*) y Salicaceae (*Salix* y *Populus*) no solo fortalecen la idea de nexos con latitudes altas de América del Norte, sino que sugieren que posiblemente a partir de México algunos linajes llegaron a América del Sur, como lo aluden los registros de Leguminosae, Anacardiaceae y Berberidaceae de manera especial.

El registro fósil del Mioceno hace evidentes otros aspectos y robustece los ya mencionados, pero de manera significativa señala que las plantas fósiles, en vez de recordar morfológica y anatómicamente las plantas de América del Norte, se comparan de manera mucho más cercana con las plantas que crecen hoy en México. Esto es, los linajes reconocidos y que aparentemente tienen nexos con las plantas de latitudes mayores en América del Norte durante este tiempo "sufren una modernización", haciéndolos más parecidos a sus parientes establecidos actualmente en México. Es también importante señalar que a partir del Oligoceno, pero especialmente del Mioceno en adelante, los encinos y coníferas se vuelven un elemento común del registro palinológico y los macrofósiles del grupo aparecen en varias localidades, sugiriendo que es a partir de este momento cuando estos grupos llegan a formar tipos de vegetación muy característicos y comienzan realmente a hacerse presentes en los escenarios del centro y sur de México y, aun posiblemente, en el norte. La presencia de plantas relacionadas con Asia, Europa y América del Norte continúa durante este tiempo, pero en las floras del Mioceno el elemento relacionado con África también se hace presente. En Tlaxcala, por ejemplo, se ha documentado la presencia de cf. *Hypodaphnis* (Lauraceae) y en Chiapas de *Hymenaeae* (Leguminosae), cuyas características atestiguan ese origen. Estas plantas son típicas, aunque no restringidas, de las selvas bajas perennifolias, sugiriendo que los lugares en donde se recolectaron en México estaban, si no a nivel del mar, sí muy cerca de este. Como se ha sugerido, es entonces durante el Mioceno cuando se inicia, junto con la modernización biológica, un establecimien-

to de la fisiografía del país muy semejante a la actual, señalando que las evoluciones geológica y biológica se desarrollaron de manera muy cercana en México.

En el registro palinológico del Plio-Pleistoceno y Reciente se continúa documentando lo que ocurrió hace 70 a 65 Ma; los linajes establecidos en México vía América del Norte son, a lo largo del tiempo, cada vez más semejantes a sus contrapartes mexicanas actuales, pero hacen muy evidente que la forma de asociarse continúa variando respecto a las comunidades actuales. Esto es, aunque muchos de los componentes de un cierto tipo de vegetación pueden estar presentes en determinadas muestras, siempre hay entre ellas componentes que representan otros tipos de vegetación actual, de manera tal que es difícil señalar con precisión cuándo se establecen los tipos de vegetación que hoy forman el variado paisaje del país. Debe señalarse que cada vez, conforme es menor el tiempo que las separa, las comunidades del pasado y las actuales son más parecidas. Esta situación sugiere que la variabilidad tan discutida entre organismos y especies se hace presente también en las asociaciones y las comunidades. En otras palabras, aunque la mayor parte de la flora que compone la vegetación actual de México pudo haber estado presente en el país desde hace 20, 10 o menos millones de años, las asociaciones tan características de hoy son al parecer un fenómeno relativamente más reciente.

Un ejemplo permite visualizar esta situación. El Valle de México se encuentra actualmente a una altitud aproximada de 2 300 m, pero ¿cuándo se alcanzó esta altitud? Ya antes se sugirió que el centro de México pudo iniciar su levantamiento en algún momento dentro de los últimos 20 Ma, pero no sabemos con precisión cuándo. Sin embargo, es evidente que conforme la altitud fue menor, las condiciones climático-ambientales variaron y facilitaron el establecimiento de otros tipos de vegetación. Aún más, como consecuencia de la actividad volcánica, el antiguo Valle de México quedó rodeado por montañas que funcionan como barrera natural que limita el paso de corrientes de viento, humedad, lluvia, etc.; entonces es importante determinar el momento de aparición de estas barreras fisiográficas. Aunque estos edificios volcánicos aparecen en distintos momentos, su historia es anterior a los *ca*. 6 Ma, y la mayoría no rebasan 1.5 millones años de antigüedad sugiriendo, otra vez, que si las condiciones climático-ambientales, la fisiografía y la altitud en la cuenca del Valle de México son relativamente recientes, los tipos de vegetación en esta son también recientes. En los estudios micro y macropaleobotánicos en el estado de Tlaxcala se puede establecer la secuencia de paso de la vegetación en los últimos 18 Ma, de una selva tropical alta a bosques de coníferas, seguida por una dominancia de pastizales y, finalmente, el aspecto xérico que presenta hoy (Castañeda-Posadas 2004). En otros sitios de la Faja Volcánica Transmexicana hay numerosos ejemplos semejantes y, en conjunto, muestran lo importante que es entender no solo la historia de los taxa, sino la forma en que estos se asocian y sobre todo su interacción con el mundo físico.

Estos cambios en la composición de comunidades y tipos de vegetación siguen siendo evidentes durante el Pleistoceno tardío. En los últimos años, diversos estudios muestran cómo mientras en el Valle de México, en el lapso de 20 000 a 15 000 años atrás, dominaban las comunidades de bosques de coníferas, con elementos que sugieren más frío y menor humedad, las comunidades contemporáneas del occidente, como las de Michoacán, se caracterizaban por elementos que aunque también sugieren frío, este parece ser menor, con humedad relativamente mayor. Hacia el Golfo de México (*e.g.* la localidad de Oriental, en Puebla) la situación respecto al Valle de México se postula menos fría y más seca, mientras que respecto al occidente este último parecería menos frío y más seco. Esta gradación sugiere que los parámetros ambientales en los tres sitios permitieron el establecimiento de comunidades semejantes (*e.g.* comunidades de *Pinus, Abies, Picea, Quercus, Cupressus* y *Juniperus*, a incluso bosques mesófilos o pastizales), pero a la vez no es extraño que existan diferencias quizá determinadas por las variaciones climático-ambientales.

En los últimos 5 000 años la influencia del hombre en las comunidades naturales se hace evidente mediante los estudios palinológicos, lo que constituye una variable más a considerar en el entendimiento de la composición de las comunidades vegetales.

9.4.7 Ámbito marino

Al analizar el registro fósil en busca de elementos que permitan establecer cambios significativos en los patrones de distribución, extinción, endemismo y orígenes de especies en ambientes estrictamente marinos (de menos de dos millones de años), este se ve limitado por la ausencia de yacimientos fosilíferos expuestos en superficie. La gran mayoría de los yacimientos fosilíferos de origen marino que afloran en México son de edad mesozoica (248 a 65 Ma); a estos les siguien yacimientos cenozoicos (65 a 1.8 Ma) que están asociados en general a las actuales

Recuadro 9.2 La biota de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla (Cretácico temprano)

No obstante que todas las especies que se han registrado en esta localidad se extinguieron hace millones de años, los más de 6 000 fósiles que se han recolectado —la mayoría en perfecto estado— ayudan a integrar la geología histórica del país. Hasta el momento se han identificado aproximadamente 40 grupos taxonómicos, en el nivel de orden o superior, que incluyen los siguientes:

Cianobacterias, nanoplancton calcáreo, calciesferúlidos, foraminíferos (*Derventina filipescui* Neagu; *Earlandia? conradi* Arnaud-Vannean; *Praechrysalidina infracretacea* Luperto-Sinni; *Rumanoloculina robusta* Neagu; *Sabaudia minuta* Hofker; *Spiroloculina cretacea* Reuss; *Trochamminoides coronus* Loeblich y Tappan; *Valvulineria* sp. y *Nautiloculina* sp., entre otros). Porifera: indet. Cnidaria (corales gorgónidos). Annelida: indet. Moluscos inocerámidos, pectínidos, ostreidos. Gasterópodos: indet. Cephalopoda (Belemnoidea: *Neohibolites minimus obtusus*, *N. minimus pinguis*, *N. minimus claviformis*, *N. praeultimus*, *Mesohibolites semicanaliculatus*; Ammonoidea: *Mortoniceras* sp., *Hysteroceras* sp., *Anisoceras* sp.). Arthropoda (Aracnida: *Atocatle ranulfoi* Feldmann, Vega, Applegate y Bishop; Insecta-Odonata: *Ixtahua benjamini* Feldmann, Vega, Applegate y Bishop; Malacostraca-Isopoda: *Archaeoniscus aranguthyorum* Feldmann, Vega, Applegate y Bishop; Decapoda: *Protaegla miniscula* Feldmann, Vega, Applegate y Bishop; Brachyura: *Tepexicarcinus tlayuaensis* Feldmann, Vega, Applegate y Bishop; Ostracoda: indet.). Echinodermata: Echinoidea, Holoturoidea, Asteroidea y Crinoidea: indet.; Ophiuroidea: aff. *Ophiura* sp. Icnofósiles: categorías Agrichnia, icnoespecie "E", tipo *Paleodycton* (Guerrero-Arenas); Domichnia, *Ophiomorpha* isp., *O. nodosa*; Equilibrichnia, icnoespecie "D" (Guerrero-Arenas); Fodinichnia, *Circulichnis* isp., icnoespecie "A"; Pascichnia, *Scolicia?*, icnoespecies "B" y "C", *Planolites* isp.

Vertebrata: Osteichtyes (*Axelrodichthys* cf. *A. araripensis*; aff. Catúridos); *Pachyamia mexicana* Grande y Bemis; *Teoichthys kallistos* Applegate; *Macrosemiocotzus americanus* González-Rodríguez, Applegate y Espinosa-Arrubarrena; *Notagogus novomundi* González-Rodríguez y Reynoso; *Neoproscinetes* sp. Applegate; *Tepexichthys aranguthyorum* Applegate; *Lepidotes* sp.; *Belenostomus* sp.; *Vinctifer* sp.; *Syllaemus? Ellimmichthys* sp. (Chang y Grande); aff. *Brannerion*; *Megalops* sp.; *Paraelops* sp.; *Cladocyclus* sp.; *Unamichthys espinosai* Alvarado-Ortega; *Notelops* sp.; cf. *Rhacolepis*; aff. *Pholidophorida*; aff. *Yabrudichthys*; aff. *Bananogmiu*; Chelonia: aff. *Araripemys*; Diapsida: aff. Pterodactyloidea; cf. *Crocodileimus*; *Pamizinsaurus tlayuaensis* Reynoso; *Ankylosphenodon pachyostosus* Reynoso; *Huehuecuetzpalli mixtecus* Reynoso y *Tepexisaurus tepexii* Reynoso y Callison.

líneas de costa y, muy restringidos, los paleozoicos (543 a 248 Ma). Entre las localidades marinas del Mesozoico importantes por su diversidad biológica está la Cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla (recuadro 9.2). Las costas mexicanas han permanecido relativamente estables en términos de grandes eventos geológicos desde el Pleistoceno, por lo que los depósitos marinos que deben haberse formado en el último millón de años no han sido expuestos y siguen siendo parte del piso oceánico, y solo están presentes aquellos localizados en la interfase del medio marino y el terrestre costero —deltas, estuarios, penínsulas e islas. Estas comunidades fósiles "costeras" por lo general no varían mucho en cuanto a especies (o subespecies) y estructura de la comunidad respecto a las que viven actualmente, y solo a partir del análisis estadístico y tafonómico es posible inferir la probable influencia que han tenido en su distribución los cambios eustáticos e isostáticos o, más recientemente, el fenómeno antrópico.

Resulta complicado establecer la diferencia entre estos procesos y los eventos que están en el origen de cada uno de ellos. Aun si consideramos las glaciaciones e interglaciaciones o la formación del Puente de Panamá o del Golfo de California, la información es dispersa, escasa y poco conocida (por falta de estudios específicos y la escasez de afloramientos donde recolectarla). Por ello, es necesario sistematizar una metodología adecuada, provista de registros históricos confiables que permita evaluar: *1*] la forma en que la diversidad, así como la distribución y la abundancia de las poblaciones de animales marinos han sido alteradas en los últimos 20 000 años; *2*] los factores que han ocasionado o forzado cambios en la diversidad, distribución y abundancia de las poblaciones de animales marinos, y *3*] cuáles han sido los cambios antrópicos y biológicos significativos en las poblaciones de animales marinos. Por último, es importante considerar si es necesario o no incorporar en un estudio de esta naturaleza las historias naturales de grupos de organismos fósiles (prin-

cipalmente grandes vertebrados, como ballenas, tiburones, etc.) que presentan distribuciones tan amplias (por ejemplo el Pacífico oriental) y cuya influencia en la biodiversidad del país no resulte relevante, más allá de los patrones o normas establecidas internacionalmente, aunque su presencia esté bien documentada en el registro fósil de alguna región en México.

9.4.8 Casos particulares

Se exponen dos estudios de casos: el primero para ejemplificar aspectos de la biodiversidad en el pasado que representan una estrecha relación con la actual, y el segundo que incluye eventos geológicos recientes (de menos de 1 Ma), cuyo desarrollo ha propiciado el origen y endemismo de especies actuales y, sobre todo, que han modificado sustancialmente la distribución de las mismas. En la presentación de dichos ejemplos no se han establecido límites superiores ni inferiores de edad, ya que el primero abarca entre 20 000 y 50 000 años y el segundo se remonta a varios millones de años (nunca más de 12 Ma). La característica más importante en dichos eventos es su clara influencia sobre las floras y faunas actuales, correspondientes a distribuciones o endemismos en México.

Impacto ecológico en sistemas estuarinos: el mensaje de las conchas en el Delta del Río Colorado

En el ambiente deltaico el aporte de agua dulce desempeña un importante papel ecológico para el sostenimiento de la biodiversidad. El agua que fluye del continente hacia el mar acarrea un gran volumen de sedimento, rico en nutrientes, que fertiliza las aguas en las que desemboca dando sustento a una abundante flora y fauna residente, a especies migratorias, así como a especies que acuden a cerrar su ciclo reproductivo. Esto confiere al ambiente deltaico un gran valor biológico, económico y social. Sin embargo, los deltas están entre los sistemas costeros más severamente afectados y sensibles a la actividad humana, ya sea por la explotación prolongada e indiscriminada de sus recursos o por el desvío de sus aguas para uso urbano doméstico, industrial, agrícola y recreativo. Tal es el caso del Delta del Río Colorado, donde el reapresamiento de sus flujos naturales ha ocasionado que las descargas al Golfo de California resulten prácticamente nulas. El control definitivo de sus flujos ocurrió a partir de 1930 con la construcción de la presa Hoover en Estados Unidos, lo que anuló el flujo estacional y transformó el antiguo estuario en un antiestuario (Lavín y Sánchez 1999). Otras consecuencias del cese de las inundaciones estacionales y del aporte de sedimentos son la interrupción del avance de la línea de costa en dirección al mar (Thompson 1968) y el consecuente proceso de erosión (Carriquiry y Sánchez 1999). Más allá del registro histórico de la transformación del delta por la actividad humana, este ha estado también sujeto a procesos erosivos naturales por la ausencia de descargas de agua dulce y sedimentos, circunstancia en la que las fuertes corrientes de marea han ocasionado el depósito de densas concentraciones de conchas de moluscos en cordilleras costeras denominadas cheniers, con dominancia de hasta más de 90% de la almeja deltaica *Mulinia coloradoensis* (Thompson 1968; Fig. 9.9). Los cheniers testifican que las aguas del río han desviado su curso hacia el Mar de Salton y el desaparecido Lago Cahuilla en el que, por lo menos, se han reconocido cuatro "niveles altos" en los últimos 2 300 años (Waters 1983). Después de la desaparición del Lago Cahuilla los cheniers más modernos se han formado en los últimos 60 años, tras el control de las aguas del río.

La firma isotópica de oxígeno $\delta^{18}O$ en conchas de moluscos ha permitido determinar la importancia del agua dulce en la ecología del delta (Flessa *et al.* 1997). El carbonato de calcio, componente de las conchas, contiene una proporción isotópica $\delta^{18}O$ del agua donde viven, proporción que, a su vez, es controlada primariamente por la temperatura y, en segundo lugar, por las diferencias isotópicas entre el agua dulce y la marina. Esta característica se utiliza para estimar la contribución del agua dulce en áreas estuarinas. Con respecto al estándar, el agua dulce típicamente presenta valores $\delta^{18}O$ entre −3‰ y −20‰ y el agua de mar de 0‰. Esto significa que, a medida que más agua dulce entre al sistema, los valores $\delta^{18}O$ se tornan más negativos. Flessa y colaboradores (1997) han encontrado que la señal isotópica de una concha recolectada en la boca del río en 1884, cuando este fluía libre y estacionalmente, muestra mayor variabilidad a lo largo de las líneas de crecimiento de la concha que en una recolectada en 1994, diferencia que solo puede atribuirse a la presencia de agua dulce. Se ha determinado que la productividad del *Mulinia coloradoensis* era muy alta, y que la especie se distribuía hasta las proximidades de San Felipe, B.C. (Rodríguez *et al.* 2001), donde también se han localizado tanatocenosis *in situ* de hace aproximadamente 500 años (Téllez *et al.* 2000). Por otro lado, la evidencia isotópica en concheros arqueológicos también muestra que hace alrededor de 1 000 años la

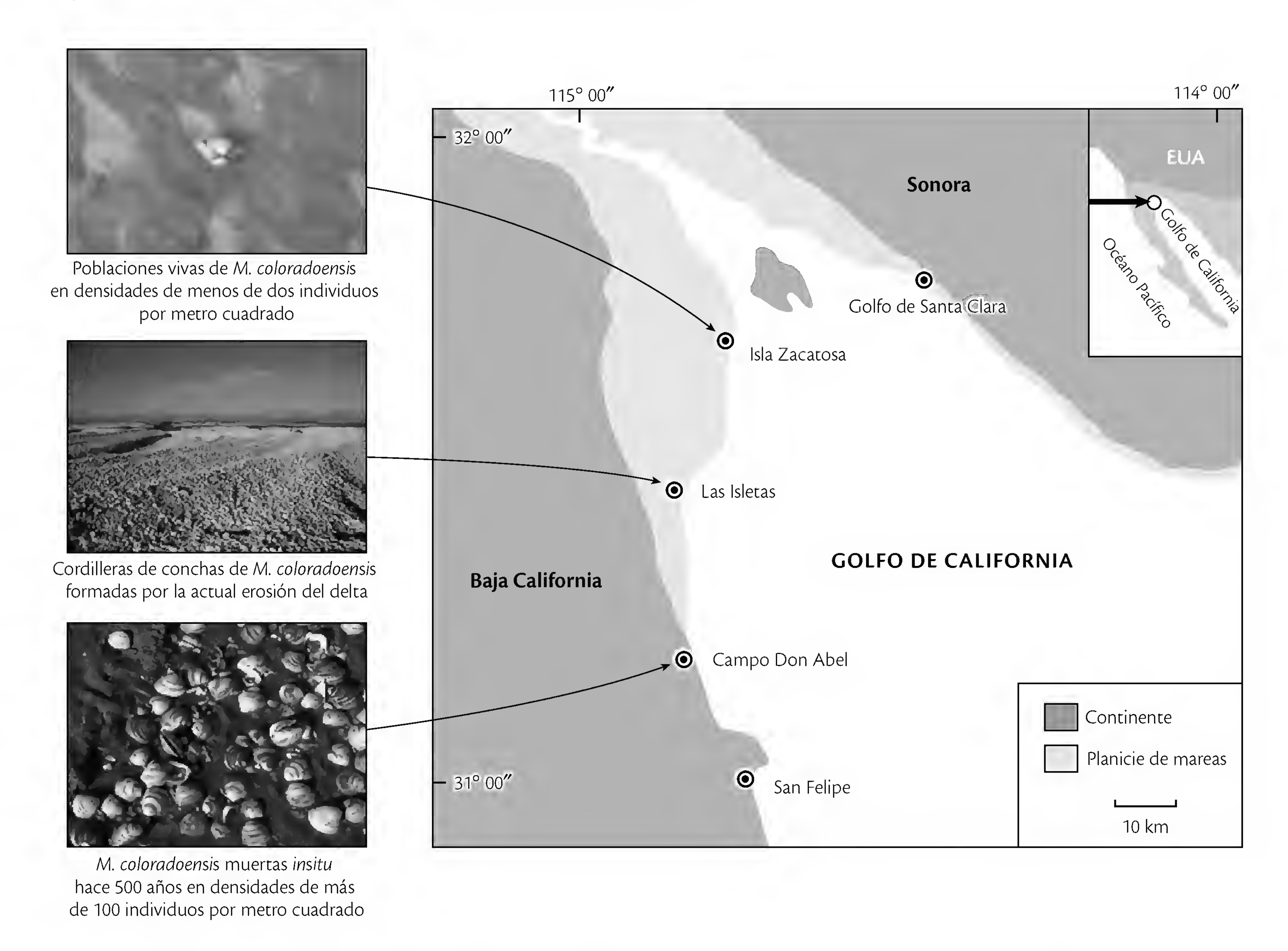


Figura 9.9 Cambios observados en el delta debido a la ausencia de descargas de agua dulce y sedimento, lo que ha ocasionado fuertes corrientes de marea y el depósito de concentraciones de *Mulinia coloradoensis* en los denominados cheniers (véase el texto).

mezcla de agua dulce del río con la marina influía en la ecología bentónica hasta San Felipe (Téllez *et al.* 2000). Estas evidencias señalan a las conchas de los moluscos como importantes indicadores de las fluctuaciones en la descarga de agua del Río Colorado y su impacto en la ecología estuarina, así como su influencia en la subsistencia de las sociedades humanas prehistóricas a lo largo de unos 70 km al sur de su desembocadura. Actualmente en la mayor parte de esta línea costera *M. coloradoensis* se encuentra extinta y sobreviven poblaciones raquíticas en las proximidades de Isla Montague, cerca de la desembocadura del río, lo cual contrasta con su excepcional abundancia en el pasado. Por lo tanto, cuando se carece de estudios históricos sobre la ecología bentónica como estimadores del proceso de deterioro ambiental en un medio estuarino, un enfoque paleoecológico basado en el análisis de conchas de moluscos provee una herramienta muy útil para evaluar la importancia ecológica de las descargas fluviales, gracias a los cambios estructurales de las poblaciones y la señal isotópica de $\delta^{18}O$ de sus conchas. La demanda futura de agua del Río Colorado y la cuota fija que recibe México por el Tratado de Límites y Aguas avizoran que es poco lo que puede hacerse para restaurar el estuario, pero mucho lo que aún puede realizarse para conservarlo. Un esfuerzo en este caso lo constituye la Red Coordinadora de Investigaciones en la Región del Delta del Río Colorado, auspiciada por la *National Science Foundation*, con sede en la Universidad de Arizona, la cual agrupa a investigadores de ambos lados de la frontera reunidos con el propósito de plantear estrategias encaminadas al conocimiento más profundo del papel ecológico del delta con miras a su conservación.

La formación del Golfo de California como un escenario "geológicamente reciente" propicio para el desarrollo de la biodiversidad

Debido a un número importante de procesos geológicos (Helenes y Carreño 1999), la Península de Baja California se tornó topográficamente compleja y, en general, árida. Esta intrincada evolución fisiográfica ha resultado en el aislamiento de muchos organismos en algunas áreas, mientras que en otras ha permitido la invasión y las reinvasiones. Uno de los aspectos importantes de esta evolución geológica es la formación de islas, las cuales tienen edades y composición diferente (Carreño y Helenes 2002) y, por su origen, se distinguen las oceánicas (Isla Tortuga), las continentales (Isla Ángel de la Guarda) y las puente, que no tienen más de 50 000 años y estuvieron alguna vez conectadas a la península o al continente. Algunas de estas últimas son montículos emergidos de la plataforma asociados a las costas cercanas, que quedaron aislados por el alza del nivel del mar, por erosión o por adelgazamiento y rompimiento de la corteza (Isla Requesón). El efecto total de estos eventos —geológicos y biológicos— es la evolución única de flora y fauna en provincias bióticas distintivas.

En toda el área de la península y del golfo se encuentra un gran número de endemismos y diversidad alta en varios grupos, particularmente en mamíferos marinos. La diversidad no se limita sólo al número de especies que en él viven, sino que incluye comunidades biológicas en las cuales diversas especies están interrelacionadas por nexos predatorios y de cooperación formando intrincadas redes alimentarias.

En el Golfo de California se registran 30 especies de mamíferos marinos, que representan 75% de las especies de México y 25% de todas las especies que se conocen: 7 de tortugas marinas; 875 de peces; 4 500 de invertebrados y 450 de macroalgas. La región del alto Golfo de California está caracterizada por abundantes invertebrados y vertebrados acuáticos y terrestres, la mayoría de los cuales son endémicos. Es el hogar de la vaquita o cochito (*Phocoena sinus*), uno de los mamíferos más amenazados, al igual que del pez marino totoaba (*Totoaba macdonaldi*) y de más de 150 especies de peces costeros que incluyen algunas endémicas. En gran riesgo se encuentra el pez globo del desierto (*Cyprinodon macularis macularis*), el único pez nativo de agua dulce. El Parque Nacional de Bahía de Loreto es el área que contiene la mayor diversidad de mamíferos marinos en todo México, particularmente orcas, delfines, leones marinos y ballenas. En Cabo Pulmo —declarado en 1995 Parque Marino Nacional— está una de las más importantes áreas de arrecife de coral del Pacífico oriental que, de acuerdo con los fósiles de coral encontrados en la bahía de Cabo Pulmo, tendría una antigüedad mínima correspondiente, por lo menos, al Pleistoceno tardío.

En Isla Rasa —de origen volcánico y edad pleistocénica-holocénica— ocurren colonias fértiles de aves marinas donde anidan 95% de la población mundial de gaviotas Heermann (*Larus heermanni*) y el gallito elegante (*Sterna elegans*); la Isla San Pedro Mártir —formada por fallamiento, levantamiento y erosión desde el Pleistoceno— es el hogar de cuatro de las más importantes colonias de pájaros bobos de patas azules (*Sula nebouxii*) en el mundo; y en Isla Partida existen importantes colonias de petreles de tormenta (*Oceanodroma microsoma* y *O. melania*) y de pájaros bobo de patas amarillas (*Larus livens*), este último endémico del Golfo de California. Además se registran colonias fértiles de león de mar californiano (*Zalophus californianus*) en las islas San Jorge, El Rasito, Los Cantiles, Granito, El Coloradito y Roca Consagrada, entre otras.

El relativo aislamiento en el que se encuentran las islas representa una oportunidad para poner a prueba hipótesis relacionadas con la evolución, el origen, la colonización y las tasas de extinción de las especies, así como para conocer, muy puntualmente, las interacciones de las diversas poblaciones y sus adaptaciones a las condiciones insulares. Los organismos que anidaron en cada isla hace millones o miles de años han seguido procesos evolutivos diferentes e independientes, diversificándose en función de los nichos disponibles en cada una de ellas, por lo que se justifica la protección y preservación de procesos ecológicos que no existen en ninguna otra parte del mundo. En aquellas islas que poseen registro paleontológico es posible documentar los tiempos "ecológicos" precisos en los que ocurrió la colonización biótica que culminó con la distribución actual del área estudiada. En el caso de islas como San José, la presencia de un gonfoterio (elefántido fósil) indica que, durante el Plioceno tardío (*ca.* 3 a 1.8 Ma), esa gran masa de tierra formaba parte de la península que estaba emergida.

La información del presente caso se encuentra sistematizada dentro de las bases de datos del Proyecto Macrofauna del Golfo de California, que cataloga todos los animales conocidos en el golfo de talla mayor a 5 mm (excluidos ostrácodos y copépodos). Este proyecto se ha beneficiado con subvenciones de la Conabio, la Fundación Homeland CIAD (Centro de Investigación en

Alimentación y Desarrollo) y el Museo del Desierto de Arizona-Sonora.

9.5 Conclusión general

México ocupa un territorio muy extenso con gran cantidad de áreas aún no exploradas. Es preciso estudiar muchos aspectos de las biotas que vivieron en el pasado, como su diversidad, la naturaleza de sus cambios, su distribución geográfica y las relaciones entre ellas. Los estudios futuros deberán proporcionar un entendimiento más claro del Pleistoceno y de las dinámicas involucradas en las extinciones y la fundación del Holoceno, lo que permitirá comprender qué nos espera ante lo que ahora llamamos el cambio climático global.

Referencias

Acuña-Soto, R.D., D.W. Sthale, M.K. Cleaveland y M.D. Therrell. 2002. Megadrought and megadeath in 16th century Mexico. *Emerging Infections Diseases* **8**:360-362.

Alvarado-Ortega, J., K.A. González-Rodríguez, A. Blanco-Piñón, L. Espinosa-Arrubarrena y E. Ovalles-Damién. 2006. Mesozoic osteichthyans of Mexico, en F.J. Vega-Vera *et al.* (eds.), *Studies on Mexican paleontology*. Springer Verlag, Dordrecht, pp. 169-207.

Álvarez del Villar, J. 1978. Relación entre la geomorfología mesoamericana y la distribución actual de los peces, en I. Ferrusquía-Villafranca (ed.), *Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica. Boletín del Instituto de Geología, UNAM* **101**:182-192.

Arroyo-Cabrales, J., O.J. Polaco y E. Johnson. 2002. La mastofauna del Cuaternario tardío en México, en M. Montellano-Ballesteros y J. Arroyo-Cabrales (coords.), *Avances en los estudios paleomastozoológicos en México*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Colección Científica, 443, México, pp. 103-123.

Barrientos, Z., y J. Monge-Nájera. 2003. Malacología latinoamericana. *Revista de Biología Tropical*, **51**:1-536.

Barrios Rivera, H. 1985. *Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México.* Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Becker, J.J. 1987. *Neogene avian localities of North America.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Bequaert, J.C., y W.B. Miller. 1973. *The mollusks of the arid Southwest.* The University of Arizona Press, Tucson.

Bradbury, J.P. 1997. Source of full and glacial moisture in Mesoamerica. *Quaternary International* **43/44**:97-110.

Caballero-Miranda, M., B. Ortega-Guerrero, F. Valadez, S. Metcalfe, J.L. Macías e Y. Sugiura. 2002. Sta. Cruz Atizapán: a 22-ka lake level record and climatic implications for the late Holocene human occupation in the upper Lerma basin, central Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **186**:217-235.

Calvillo-Canadell, L., y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2005. Diverse assemblage of Eocene and Oligocene Leguminosae from Mexico. *International Journal Plant Sciences* **166**:671-692.

Carreño, A.L., y J. Helenes. 2002. Geology and ages of the islands, en T.J. Case *et al.* (eds.), *New island biogeography in the Sea of Cortés*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 14-39.

Carriquiry, J.D., y A. Sánchez, 1999. Sedimentation in the Colorado River Delta and Upper Gulf of California after nearly a century of discharge loss. *Marine Geology* **158**:125-145.

Castañeda-Posadas, C. 2004. *Identificación de maderas terciarias de Panotla, Tlaxcala, México, y sus implicaciones paleontológicas.* Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.

Cevallos-Ferriz, S.R.S., y E. González-Torres. 2006. Geological setting and phytodiversity in Mexico, en F.J. Vega-Vera *et al.* (eds.), *Studies on Mexican paleontology*, Springer Verlag, Dordrecht, pp. 1-18.

Coates, A.G., J.B. Jackson, L.S. Collins, T.M. Cronin, H.J. Dowsett, L.M. Bybell, P. Jung y J.A. Obando. 1992. Closure of the Isthmus of Panama: The near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. *Geological Society of America Bulletin* **104**:814-828.

Corona-M., E. 2002. Pleistocene bird record in Mexico. *Acta Zoologica Cracoviensia* **45** (número especial):293-306.

Corona-M., E. 2003. Aves del Cuaternario tardío en Tocuila, Estado de México, y sus implicaciones ambientales. *Archaeofauna* **12**:21-27.

Corona-M., E., M. Montellano-Ballesteros y J. Arroyo-Cabrales. 2005. Breve historia de la paleomastozoología en México, en [*Memorias del*] *II Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Río de Janeiro, pp. 82-84.

Demant, A. 1981. Interpretación geodinámica del volcanismo del Eje Neovolcánico Transmexicano. *Revista del Instituto de Geología, UNAM* **5**:217-222.

Engel, M.S. 2004. Arthropods in Mexican amber, en J. Llorente, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento,* vol. IV. Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 175-186.

Escalante, P., A.G. Navarro-Sigüenza y A.T. Peterson. 1998. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 279-304.

Flessa, K., D. Surge, D.L. Dettman, M.A. Téllez, G.A. Goodfriend y J.C. Zachos. 1997. Los isótopos de oxígeno en bivalvos marinos pueden ser utilizados para estimar la afluencia de agua del Río Colorado a su delta. (Resumen), en *Memorias de la IV Reunión sobre Geología de la Península de Baja California*, UABC-Sociedad Geológica Peninsular.

Flores-Villela, O. y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) **20**:115-144.

Frost, O., T. Grant, J. Faivovich, R.H. Bain, A. Haas *et al.* 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **297**:1-370.

Graham, R.W., y E.L. Lundelius, Jr. 1989. Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene extinctions, en P.S. Martin y R.G. Klein (eds.), *Quaternary extinctions*. The University of Arizona Press, Tucson, pp. 223-249.

Guilderson, T.P., R.G. Fairbanks y J.L. Rubenstone. 1994. Tropical temperatures variations since 20 000 years ago: Modulating interhemispheric climate change. *Science* **263**:663-665.

Guzmán-Speziale, M., y J.J. Meneses-Rocha. 2000. The North America-Caribbean plate boundary west of the Motagua-Polochic fault system: A fault jog in southeastern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* **13**:459-468.

Haug, G.H., D. Günther, L.C. Peterson, D.M. Sigman, K.A. Hughen y B. Aeschlimann. 2003. Climate and the collapse of Maya civilization. *Science* **299**:1731-1735.

Helenes, J., y A.L. Carreño. 1999. Neogene sedimentary evolution of Baja California in relation to regional tectonics. *Journal of South American Earth Sciences* **12**:589-605.

Hibbard, C.W., y D.W. Taylor. 1960. Two late Pleistocene faunas from southwestern Kansas. *Contributions from the Museum of Paleontology* **16**:1-223.

Hodell, D.A., M. Brenner, J.H. Curtis, R. Medina-González, E. Ildefonso-Chan Can, A. Albornaz-Pat y T.P. Guilderson. 2005. Climate change on the Yucatán Peninsula during the Little Ice Age. *Quaternary Research* **63**:109-121.

Koch, P., y A.D. Barnosky. 2006. Late Quaternary extinctions: State of the debate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**:215-250.

Lachniet, M.S., y L. Vázquez-Selem. 2005. Last glacial equilibrium lines altitudes in the circum-Caribbean (Mexico, Guatemala, Costa Rica, Colombia, and Venezuela). *Quaternary International* **138-139**:129-144.

Lavín, M.F., y S. Sánchez, 1999. On how the Colorado River affected the hydrography of the Upper Gulf of California. *Continental Shelf Research* **19**:1545-1560.

Lovette, I.J. 2005. Glacial cycles and the tempo of avian speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **20**:57-59.

Lozano-García, M.S., y L. Vázquez-Selem. 2005. A high elevation pollen record from Iztaccíhuatl volcano, central Mexico. *The Holocene* **15**:329-338.

Lozano-García, M.S., M.M. Caballero-Miranda, G.B. Ortega-Guerrero y S. Sosa-Rodríguez. 2007. Tracing the effects of the Little Ice Age in the tropical lowlands of eastern Mesoamerica. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**:16200-16203.

Metcalf, A.L. 1980. A new *Radiocentrum* (Pulmonata: Oreohelicidae) from northern Coahuila, Mexico. *The Nautilus* **94**:16-17.

Metcalfe, S.E., S.L. O'Hara, M. Caballero-Miranda y S.J. Davies. 2000. Records of Late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico – A review. *Quaternary Science Reviews* **19**:699-721.

Metcalfe, S. 2006. Late Quaternary environments in the Northern Desert and Central Transvolcanic Belt in Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **93**:258-273.

Minckley, W.L., R.R. Miller, C.D. Barbour, J.J. Schmitter Soto y S.M. Norris. 2005. Historical ichthyogeography, en R.R. Miller, *Freshwater fishes of Mexico*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 24-47.

Montellano-Ballesteros, M., y E. Jiménez-Hidalgo. 2006. Mexican fossil mammals, who, where and when?, en F.J. Vega-Vera *et al.* (eds.), *Studies on Mexican paleontology*. Springer Verlag, Dordrecht, pp. 249-273.

Morán-Zenteno, D.J. 1994. Geology of the Mexican republic. *American Association of Petroleum Geologist, Studies in Geology*, **39**, 160 pp.

Morrison, J.P.E. 1945. *Durangonella*, a new Hydrobiine genus from Mexico, with three new species. *The Nautilus* **59**: 18-23.

Mulcahy, D.G., y J.R. Mendelson, III. 2000. Phylogeography and speciation of the morphologically variable, widespread species *Bufo valliceps*, based on molecular evidence from mtDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **17**: 173-189.

Ortega-Guerrero, B., M. Caballero-Miranda, S. Lozano-García, G. Vilaclara y A. Rodríguez. 2006. Rock magnetics and geochemical form iron mineral diagenesis in a tropical lake, Lago Verde, Los Tuxtlas, east-central Mexico. *Earth Planetary Scientific Letters* **250**:444-458.

Pindell, J.L., y S.F. Barrett. 1990. Geological evolution of the Caribbean region: A plate-tectonic perspective, en Geological Society of North America, *The Geology of North America*, vol. H, *The Caribbean region*, pp. 405-432.

Polaco, O.J. 1982 [1983]. Restos de moluscos recientes y pleistocénicos procedentes de Loltún, Yucatán, México, en T. Álvarez y O.J. Polaco (eds.), *Restos de moluscos y mamíferos cuaternarios procedentes de Loltún, Yucatán, México*. Departamento de Prehistoria, INAH, México, pp. 37-41.

Rodríguez, C., K. Flessa, M.A. Téllez, D. Dettman y G. Ávila. 2001. Macrofaunal and isotopic estimates of the former extent of the Colorado River Estuary, Upper Gulf of California, Mexico. *Journal of Arid Environments* **49**: 183-193.

Ross, M.I., y C.E. Scotese. 1988. A hierarchical model of the Gulf of Mexico and Caribbean region. *Tectonophysics* **155**: 139-168.

Taylor, D.W. 1967. Late Pleistocene nonmarine mollusks from the state of Puebla, Mexico. The American Malacological Union, *Annual Reports for 1967*, pp. 76-78.

Téllez, M.A., G. Ávila y K. Flessa. 2000. Los concheros arqueológicos del Delta del Colorado y el uso sustentable de los recursos naturales. INAH, Primera Reunión Binacional: Balance y Perspectivas de la Baja California Prehispánica e Hispánica, Mexicali (resumen en CD).

Thompson, R.W. 1968. Tidal flat sedimentation on the Colorado River Delta, northwestern Gulf of California. *Geological Society of America, Memoir* **107**: 133.

Tovar-Liceaga, R., y M. Montellano-Ballesteros. 2005. Late Pleistocene fauna from Santa Cruz Nuevo, Puebla, central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**: 123A.

Valentín-Maldonado, N. 1996. *Fauna malacológica continental procedente de las excavaciones de Santa Marta, Chiapas, México.* Tesis de licenciatura, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México.

Vázquez-Selem, L. 2000. Late Quaternary glacial chronology of Iztaccíhuatl volcano, central Mexico. A record of environmental change in the border of the tropics. Unpublished Ph.D. dissertation, Arizona State University.

Vázquez-Selem, L., y K. Heine. 2004. Late Quaternary glaciation of Mexico, en J. Ehlers y P.L. Gibbard (eds.), *Quaternary Glaciations – Extent and Chronology*, Part III: *South America, Asia, Africa, Australia, Antarctica*. Elsevier, Amsterdam, pp. 233-242.

Vázquez, G., B. Ortega, A. Rodríguez, M. Caballero y S. Lozano. 2008. Mineralogía magnética como indicador de sequía en los sedimentos lacustres de los últimos *ca.* 2 600 años de Santa María del Oro, occidente de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* **25**: 21-38.

Warheit, K.I. 2002. The seabird fossil record and the role of paleontology in understanding seabird community structure, en E.A. Schreiber y J. Burger (eds.), *Biology of marine birds*. CRC Press, Londres, pp. 57-85.

Waters, M.R. 1983. Late Holocene lacustrine chronology and archaeology of ancient Lake Cahuilla, California. *Quaternary Research* **19**: 373-387.

10 Extinción de especies

AUTORES RESPONSABLES: Martha L. Baena • Gonzalo Halffter
AUTORES DEL RECUADRO: Andrés Lira-Noriega • Jorge Soberón
REVISORES: Carlos Galindo Leal • Miguel Franco Baqueiro • Marisol Montellano Ballesteros

Contenido

Recuadros

Baena, M.L., G. Halffter *et al.* 2008. Extinción de especies, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 263-282.

Resumen

Este capítulo expone el tema de la extinción basado en la información recopilada sobre especies animales y vegetales consideradas extintas en México por los especialistas en los diferentes grupos. Presenta una revisión de las condiciones que conducen a la extinción de especies como proceso natural, así como de los efectos que los cambios antrópicos han tenido sobre la biosfera, desde que los seres humanos empezaron a transformar el ambiente hasta la actual sociedad industrial. Hace una revisión de las especies extintas en islas y describe cómo el efecto del aislamiento las hace más vulnerables a problemas como la deriva génica y la consanguinidad. A partir de la idea de insularidad como hipótesis de investigación, se reflexiona sobre el método utilizado para describir la extinción potencial de especies, apoyado en la relación área-número de especies, ya que esta puede variar tanto entre grupos taxonómicos como entre hábitats, y por lo tanto puede tener diferentes consecuencias sobre las tasas de extinción esperadas para los diversos grupos, conforme el área de un hábitat particular se reduce. También brinda información sobre los modelos de análisis de viabilidad poblacional como herramienta para el análisis del riesgo de extinción de especies, destacando las ventajas e inconvenientes del uso de este método de evaluación. Los autores identificaron 127 especies extintas en México (considerando especies propiamente extintas, especies extirpadas y especies virtualmente extirpadas). Presentan las posibles causas de extinción en cada uno de los grupos taxonómicos y finalmente examinan las listas de especies como indicadores del ritmo de extinción; proponen tomarlas con cautela, debido a que estas pueden cambiar a medida que los conocimientos sobre la distribución de especies son más precisos. Por esta razón, la lista presentada para México incluye solo aquellas especies cuya extinción ha sido aceptada por los especialistas.

10.1 Introducción

Extinción significa en biología la desaparición de una especie o de un grupo taxonómico superior tal como una familia, un orden, etc. Con ello queda truncada una línea filogenética, es decir, un proceso evolutivo. La extinción es tan característica en el desarrollo de la vida en la Tierra como la propia especiación. La extinción siempre ha existido, durante algunos periodos geológicos a ritmos más acelerados que en otros (Raup 1991). A pesar de la enorme cantidad de especies que hoy día existen, son solo una pequeña representación (entre 2 y 4%, Dobson 1996) de los organismos que han vivido en la Tierra a lo largo de 3 500 millones de años. Durante este lapso y dependiendo de los diferentes factores que las especies han tenido que afrontar (se explican más adelante), ha habido varios tipos de extinción: a escala espacial, las extinciones pueden ser locales cuando ocurren en una zona, país o continente, y globales cuando se presentan en todo el planeta. Puede haber también extinciones masivas, que involucran muchos grupos taxonómicos al mismo tiempo, y catastróficas, que son extinciones masivas que ocurren en un periodo limitado. En este caso, el poder de resolución de los análisis paleontológicos no permite evaluar si la extinción ocurrió durante 100 000 años o abarcó solamente un siglo (Zunino y Zullini 2003).

La extinción puede manifestarse como un proceso natural. Sin embargo, respecto a los efectos que los cambios antrópicos están teniendo en la biosfera, lo que preocupa a los biólogos y a la sociedad en general no es en sí la extinción de especies sino el ritmo al cual está ocurriendo, por lo menos cuatro veces superior al existente antes del desarrollo de la sociedad industrial (May y Lawton 1995; véase el recuadro 10.1). La extinción de especies, así como la pérdida completa de poblaciones, puede alterar procesos y servicios ecosistémicos importantes (Chapin III *et al.* 2000). En particular, la extinción de los depredadores situados en lo más alto de la cadena trófica puede acarrear efectos en cascada para otras especies y provocar cambios en el funcionamiento y estructura de los ecosistemas (Crooks y Soulé 1999; Pace *et al.* 1999; Duffy 2003). Uno de los pocos ejemplos bien documentados es el de la desaparición local de poblaciones de nutria marina (*Enhydra lutris*), lo cual llevó a la sobrepoblación de erizos (*Strongylocentrotus polyacanthus*), que acabaron prácticamente con los "bosques" de macroalgas pardas, reduciendo la productividad primaria y eliminando un hábitat crítico para la trama trófica de crustáceos y peces (Estes y Palmisano 1974; Estes *et al.* 1989).

La extinción masiva de especies animales y vegetales asociada a la expansión de las poblaciones humanas no ha ocurrido solo en las últimas décadas. Desde fines del Pleistoceno el incremento de las poblaciones humanas se asocia a la extinción de múltiples animales, especialmente la fauna de muchas islas y la megafauna de Norteamérica y Australia (Steadman 1995; Steadman *et al.* 2005).

Aunque la tesis del *overkill* (sobreexplotación, cacería excesiva) pleistocénico dista mucho de ser universalmente aceptada (Grayson y Meltzer 2003), no hay duda de que el ser humano ha representado desde hace milenios un poderoso factor de cambio ecológico.

Se suele tomar el año 1600 como fecha de partida para analizar la extinción asociada a causas antrópicas (May y Lawton 1995), por dos razones: *1*] aproximadamente coincide con el inicio de la expansión masiva europea en el resto del mundo. Este fenómeno ha estado asociado a los mayores cambios demográficos y de uso de los recursos naturales que registra la historia; *2*] es el inicio de registros documentados de seres vivos y colecciones de organismos. En cuanto a los dos grupos de organismos más estudiados, desde 1600 han desaparecido 113 especies de aves y 83 especies de mamíferos (Dobson 1996). Alrededor de 75% de estas especies vivían en islas oceánicas. Respecto al conjunto de los animales en todo el mundo, Eldredge (1998) enlista 486 especies desaparecidas desde 1600.

A partir de estos datos, surge la siguiente pregunta: ¿por qué la mayor parte de las extinciones recientes corresponde a islas (patrón que veremos se repite en México)? Los registros paleontológicos e históricos muestran extinciones masivas después de la llegada del hombre a islas en las que hasta ese momento no se encontraba (Steadman 1995). Las cifras más espectaculares corresponden a islas del Pacífico y a Madagascar. Es interesante hacer una rápida revisión de datos para ilustrar que la mecánica de la extinción no está asociada únicamente a las sociedades industriales.

El registro fósil muestra que alrededor de 50% de las aves endémicas de Hawai se extinguieron después de la colonización humana hace 1 500 años (James *et al.* 1987; Lande *et al.* 2003). En Madagascar un considerable número de especies de aves, así como una docena de especies de lemúridos, tortugas terrestres y una especie de hipopótamo se han extinguido después de la llegada de los humanos, alrededor del año 500 de nuestra era. En Nueva Zelanda, 12 de las 13 especies de moas (grandes aves no voladoras) desaparecieron después de la llegada de los maoríes alrededor del año 1000 d.C. Diversos estudios en las islas de Polinesia sugieren que más de 2 000 especies de aves (más de 20% del total de especies actualmente conocidas) han sido exterminadas después de la llegada del hombre en los últimos centenares de años (cifras de Dobson 1996).

La llegada del hombre a una isla pone en peligro vegetación y fauna en varias formas, como la depredación directa o como la introducción (voluntaria o no) de especies exóticas asociadas al hombre, como cabras, perros, gatos y ratas. Cuando una especie exótica se adapta a una isla, perturba ciertos mecanismos de funcionamiento del ecosistema: puede depredar sobre especies nativas, modificar ciclos biogeoquímicos y aumentar las posibilidades de invasión de otras especies exóticas (Crawley 1986; Hobbs y Huenneke 1992). Tales perturbaciones pueden conducir a la disminución o desaparición de especies nativas o endémicas (Pascal *et al.* 1996). Esto se debe a que las especies exóticas (o invasores biológicos), al colonizar una nueva localidad, llegan a un ambiente donde carecen de los enemigos naturales (depredadores, patógenos, competidores, parásitos) con los que han coevolucionado por muchos años. Asimismo, las especies nativas no disponen de defensas contra los invasores (Crawley 1986). Las especies que han evolucionado por largo tiempo en ambientes aislados, como las islas, son muy sensibles al efecto de organismos extraños, porque tienen que enfrentarse a una nueva y repentina fuerza selectiva (Crawley 1986). Un ejemplo del problema de las especies exóticas como causa de extinción de varias especies de aves y mamíferos ha sido documentado en varias islas del Océano Pacífico mexicano, como Guadalupe, Socorro y San Benedicto, entre otras (King 1981; Gómez de Silva y Oliveras de Ita 2003). En estas islas se ha encontrado que las cabras alteran profundamente la vegetación (Walter y Levin 2008) y con ello la fuente de alimento de las especies nativas; además, perros, gatos y ratas depredan directamente sobre estas especies, sus crías y huevos.

Aunque la evolución en aislamiento favorece la multiplicidad de adaptaciones a los nuevos ambientes (radiación adaptativa; recuérdese el caso de los pinzones de las islas Galápagos descrito por Darwin), las especies insulares presentan ciertas características que las hace suceptibles al fenómeno de la extinción. Las poblaciones insulares tienden a ser pequeñas y su aislamiento impide el flujo génico con otras poblaciones en las que la diversidad genética puede ser mayor (como el caso de las poblaciones grandes en zonas continentales). Por tanto, las poblaciones insulares suelen estar sujetas a problemas tales como la deriva génica y la consanguinidad. La primera ocurre cuando la variación genética se reduce a lo largo de varias generaciones (Wright 1931). La consanguinidad se presenta cuando los individuos se aparean con sus parientes más cercanos, lo cual es más probable que ocurra en poblaciones pequeñas y aisladas, cuando la dispersión es limitada (Miller 1979; Gilpin y Soulé 1986).

Recuadro 10.1 Estimación de la pérdida de hábitat primario y la extinción de especies

Andrés Lira-Noriega • Jorge Soberón

Uno de los aspectos más importantes asociados a la extinción de las especies es la pérdida del hábitat en el cual se pueden mantener sus poblaciones (McNeely *et al.* 1990). La conversión del uso de suelo debido a la deforestación, así como la identificación de tasas de deforestación alarmantes en distintas localidades de México en la segunda mitad del siglo xx, ha sido señalada como una de las principales amenazas para la biodiversidad (Dirzo y García 1992; Trejo y Dirzo 2000; Bray *et al.* 2004). Si bien la historia de la transformación de los ecosistemas naturales de México es compleja y tiene diversas fases desde la época prehispánica, no hay posible duda de que a partir de la década de 1940 el proceso se aceleró en todo el país, incluso en zonas consideradas previamente inaccesibles (Challenger 1988). La estimación de la pérdida de hábitat puede servir de indicador para estimar la pérdida de las poblaciones de las especies. En este recuadro ilustramos la forma en que se ha explorado estimar la pérdida de poblaciones de las especies en escalas biogeográficas ($>10^5$ km^2; Peterson *et al.* 2006). La aproximación se basa en la estimación de las áreas de distribución de las especies usando técnicas de modelación del nicho ecológico, que está relacionado con el potencial geográfico y ecológico de las especies, y puede definirse como el conjunto de condiciones ambientales que permiten a una especie mantener sus poblaciones sin el aporte de individuos por migración (Guisan y Zimmermann 2000; Peterson *et al.* 2002). Para el caso de grandes extensiones geográficas, como el que nos ocupa, el nicho ecológico (Soberón 2007) puede estimarse por medio de variables bioclimáticas y topográficas de manera relativamente sencilla, con el uso de algoritmos que encuentran las condiciones bioclimáticas correspondientes a las localidades (coordenadas latitud-longitud) donde se ha

Cuadro 1 Especies de aves y mamíferos asociadas a hábitats primarios y promedio de pérdida de su área de distribución estimada a partir de la pérdida de cobertura vegetal en cuatro tiempos ($t_0 = 1900$, $t_1 = 1973$-1979, $t_2 = 1993$ y $t_3 = 2000$)

Grupo	Especie	Hábitat característico	Pérdida promedio de área de distribución (km^2/año)
Aves	*Oreophasis derbianus* (pavón cornudo)	Bosque mesófilo de montaña	17.90
	Cyanolyca nana (chara enana)	Bosque húmedo de montaña, con abundantes epífitas, dominancia de encinos y menor proporción de abetos y pinos	134.14
	Pharomachrus mocinno (quetzal centroamericano)	Bosque mesófilo de montaña, principalmente en zonas de vegetación prístina	73.3
	Taraba major (batará mayor)	Selva alta	496.19
	Hylorchilus navai (chivirín de nava)	Selva alta en zonas de vegetación primaria	1.26
Mamíferos	*Cynomis mexicanus* (perro llanero mexicano, roedor endémico de México)	Pastizales en las planicies del norte de México (1 600-2 200 msnm)	10.12
	Neotomodon alstoni (ratón de los volcanes, endémico de México)	Pastizales de gramíneas amacolladas y bosques de coníferas y de encinos (2 400-4 960 msnm)	148.76
	Romerolagus diazi (conejo zacatuche, endémico de México)	Bosques de coníferas, incluyendo el páramo de altura (2 800-4 250 msnm)	7.82
	Xenomys nelsoni (rata arborícola, endémica de México)	Selva baja caducifolia y subcaducifolia, incluyendo matorral espinoso (0-600 msnm)	9.43
	Tapirus bairdii (tapir)	Principalmente en selva alta perennifolia y subcaducifolia, y también en bosque mesófilo de montaña y humedales (0-2 500 msnm)	450.37

Nota: La selección de especies se hizo con base en la opinión de expertos y la consulta de referencias bibliográficas (Ceballos y Márquez Valdelamar 2000; Ceballos y Oliva 2005; también véanse agradecimientos y referencias).

registrado la especie (Peterson *et al.* 2002). Posteriormente, el modelo de nicho ecológico es editado para representar la distribución histórica de la especie de acuerdo con el conocimiento empírico de las barreras y las migraciones. Una vez obtenida esta distribución, se proyecta en las diferentes coberturas de modificación de uso de suelo (cobertura de vegetación primaria potencial remanente) de distintos periodos para detectar la pérdida o ganancia del hábitat donde se estima que podrían sobrevivir las poblaciones (Peterson *et al.* 2006).

Para ilustrar este método se eligieron cinco especies de aves y cinco de mamíferos dependientes de hábitats primarios para su reproducción y sobrevivencia (cuadro 1), y se estimó el promedio anual de pérdida del hábitat primario correspondiente a su área de distribución original mediante el método descrito arriba.

Se consideró que existían tipos de vegetación que aún estaban poco afectados en un tiempo arbitrario $t_0 \sim 1900$, momento en el cual muchos de los bosques tropicales de México y las zonas templadas más montañosas aún permanecían en un estado razonablemente conservado (Challenger 1998).

Las coberturas usadas son las de la vegetación potencial de Rzedowski (1978) reducidas en tres tiempos subsecuentes: (t_1) la clasificación basada en fotografías aéreas de 1973-1979; (t_2) imágenes satelitales LandSat de 1993, y (t_3) imágenes satelitales LandSat de 2000, generadas por Semarnat (Velázquez *et al.* 2002). Estos juegos de datos se generalizaron para hacerlos compatibles con el mapa de vegetación original potencial, combinando las categorías para hacerlas coincidir con los mapas actuales de uso de suelo y vegetación. Finalmente, para ajustar un modelo de decaimiento exponencial del área, se realizaron regresiones lineales entre el tiempo y el logaritmo natural del área de distribución remanente. La pendiente da el promedio anual de pérdida del área de distribución en kilómetros cuadrados (cuadro 1, Fig. 1).

Los resultados muestran que tres de las 10 especies han perdido 50% o más de su distribución original, mientras que las siete restantes conservan entre 50% y 88% de su distribución, la mayoría de ellas con valores cercanos a 60%. Las especies incrementan su riesgo de extinción conforme pierden área de distribución (Harris y Pimm 2008), y la viabilidad de sus poblaciones dependerá en gran medida de los flujos poblacionales, dados el aislamiento y la dinámica del paisaje en que se encuentren.

Agradecimientos

A Adolfo G. Navarro Sigüenza, Víctor Sánchez-Cordero, Carlos Moench, Gerardo Ceballos y Segundo Blanco por ayudarnos a seleccionar las especies de hábitats primarios utilizadas en este análisis. A Daniel Ocaña por su ayuda en la utilización de las herramientas de sistemas de información geográfica.

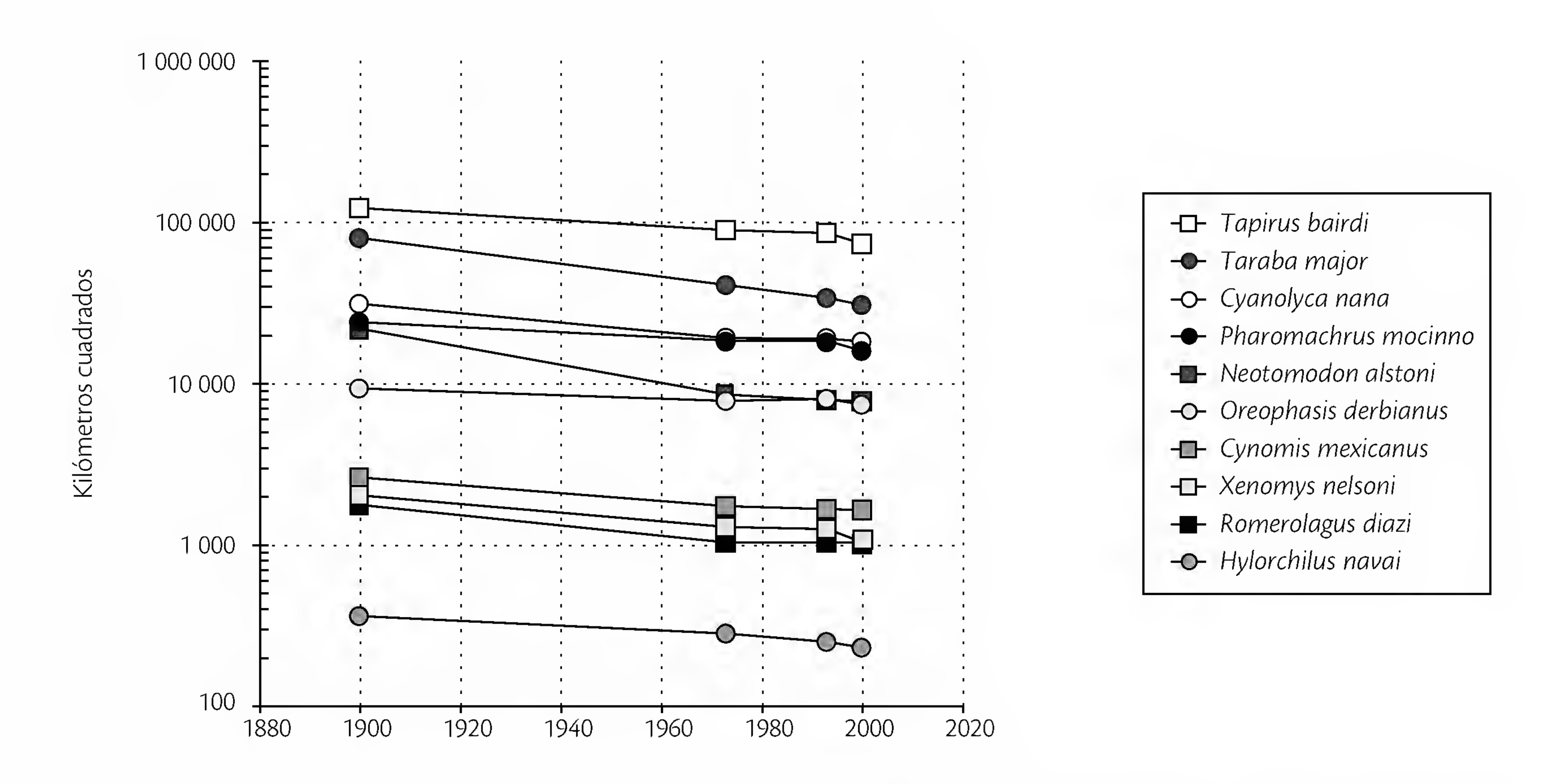


Figura 1 Estimación de la pérdida del área de distribución de especies de aves (círculos) y mamíferos (cuadrados) asociadas a hábitats primarios (véase el cuadro 1). Se utiliza una escala logarítmica debido a la gran disparidad de tamaños en las áreas de distribución. Sin embargo, las regresiones se realizaron usando escalas aritméticas.

En las islas existe cierta proporcionalidad entre el área y el número de especies que en ellas se encuentran. Por ejemplo: cuanto mayor es una isla, es mayor la probabilidad de ambientes diferentes y, por lo tanto, de especies que se encuentren en ella. El tamaño de las poblaciones también está relacionado positivamente con el tamaño de la isla. Cuanto más pequeña es una población, más probable es su extinción y por ende la reducción de la diversidad del lugar. Sobre estas premisas se ha desarrollado la teoría de la insularidad de MacArthur y Wilson (1967). Cada isla está sometida a un flujo constante de organismos que proceden de lugares más o menos lejanos. Cuando la isla es de formación reciente, es muy probable que muchos inmigrantes logren establecerse al encontrar un medio ambiente prácticamente desprovisto de competidores. Sin embargo, cuando una isla está poblada por una alta diversidad de especies de flora y fauna es más difícil que un inmigrante pueda colonizarla. Por esta razón, la velocidad de colonización y el número de especies existentes presentan una relación de proporcionalidad inversa. Un razonamiento similar, pero en sentido opuesto, concierne a la velocidad de extinción. Al aumentar la saturación de los nichos ecológicos, aumenta también la probabilidad de que otra especie sustituya a la original. La velocidad de extinción es, por lo tanto, directamente proporcional al número de especies presentes en la isla. Como puede observarse, la base de la teoría de la insularidad es el balance entre inmigración y extinción (MacArthur y Wilson 1967).

El fenómeno de "insularidad" también se presenta en hábitats continentales, especialmente cuando se repiten las condiciones de aislamiento características. Así, por ejemplo, en Estados Unidos en el siglo XX se han extinguido tres géneros, 27 especies y 13 subespecies de peces (Dobson 1996), muchos de los cuales habitaban pequeñas pozas de desierto con un patrón de aislamiento similar al de las islas. Como se señala en las listas de especies que incluye este capítulo, esto se repite en México (véase el caso de algunas especies de aves, mamíferos y plantas).

También es necesario aclarar que debido a que la teoría de la insularidad ha tenido problemas para ser demostrada, algunos investigadores han cuestionado su validez. Por lo tanto, se debe tener en cuenta que actualmente esta teoría tiende a ser considerada más como una hipótesis de trabajo (Valovirta 1984). Por otro lado, la predicción sobre la extinción potencial de especies basada en la relación área-número de especies varía tanto entre grupos taxonómicos como entre hábitats, y ello puede tener consecuencias sobre las tasas de extinción esperadas para diferentes grupos, conforme el área de un hábitat particular se reduce. Por las razones anteriores, esta predicción es un tema de discusión, especialmente en áreas continentales donde la destrucción del hábitat es una causa muy importante que puede llevar a la extinción. Tanto es así que en numerosos estudios se han asociado las miles de hectáreas transformadas cada año (especialmente de bosques tropicales) con las posibilidades de especies perdidas, sobre todo de organismos pequeños (Pimm y Raven 2000). Sin embargo, esta relación, aunque ciertamente existente, no es tan directa como se plantea, ya que muchas especies pueden sobrevivir integradas a nuevas comunidades o recolonizar los espacios transformados cuando estos son abandonados y ocupados por la vegetación secundaria (Lewis 2006). La relación que indudablemente existe entre la modificación antrópica del hábitat (especialmente deforestación) y la tasa de desaparición de especies es actualmente un tema en investigación. Varios estudios recientes (por ejemplo Halffter y Arellano 2002; Quintero y Roslin 2005) muestran la rapidez con que se recupera la fauna del bosque, en formaciones secundarias y fragmentos de selva. En realidad, la tasa de cambio y fragmentación del hábitat es una indicación de la proporción de especies que *con el tiempo* pueden declinar hacia la extinción, pero no una medida de la extinción propiamente dicha.

10.2 Poblaciones y extinción

La tasa de intercambio promedio (medida mediante los procesos de migración e inmigración) de los individuos entre poblaciones locales ha sido usada para describir la estructura de las poblaciones. Las poblaciones en fragmentos (*patchy populations* en inglés) presentan un alto porcentaje de intercambio de individuos, es decir, todos los individuos se mueven entre "fragmentos" de hábitats. Al contrario, las metapoblaciones tienen un bajo porcentaje de intercambio. En este caso, muchos de los individuos permanecen dentro de poblaciones locales, pero unos pocos se mueven entre estas o colonizan hábitats vacíos, y al no tener intercambio con otras poblaciones comienzan a extinguirse (Harrison 1991, 1994).

La mayoría de las especies están distribuidas en metapoblaciones. En estas condiciones la desaparición de una población es parte de un fenómeno dinámico, ya que en el mismo lugar puede constituirse una nueva población a base de inmigrantes o continuar los procesos evolutivos en las otras poblaciones existentes. El problema aparece

cuando por las modificaciones ocasionadas por el hombre, cambios o fragmentación de grandes extensiones del paisaje, la especie desaparece en buena parte de su área original (Hanski 1999; Baguette 2004). Esta desaparición masiva de poblaciones reduce el potencial genético de la especie y puede colocarla en una situación proclive a la extinción. Ceballos y Ehrlich (2002) han señalado que la desaparición de poblaciones es un preludio a la extinción de una especie.

La restricción de una especie a una o varias poblaciones pequeñas implica un incremento de los riesgos de extinción, ya que la teoría (Lande *et al.* 2003) muestra que las causas que llevan a una población a extinguirse son: *i*] tamaños poblacionales pequeños; *ii*] alta variación ambiental o demográfica, y *iii*] tasas de crecimiento poblacional cercanas a cero (o negativas, caso en el cual la extinción está garantizada en tiempos cortos). Es el juego entre estos factores el que lleva a la extinción. Una población puede ser pequeña y sin embargo no extinguirse. Ahí están los casos de poblaciones que viven en hábitats muy reducidos pero estables, como cuevas y partes altas de las montañas, o en hábitats muy especiales como las turberas tropicales. El declive hacia la extinción comienza cuando la mortalidad aumenta y supera a la natalidad, muchas veces por la influencia de causas antrópicas o por la emigración de individuos. Cuando la población empieza a ser muy pequeña, los efectos de la llamada estocasticidad (procesos debidos al azar) son muy importantes y desempeñan un papel primordial en la dinámica de la extinción (Lande *et al.* 2003). Las extinciones estocásticas tienen que ver con tres tipos fundamentales de procesos azarosos: *1*] aquellos que ocurren en el aspecto ambiental, como las variaciones en las condiciones climáticas, heladas severas, tormentas, incendios, erupciones de volcanes, etc. (Shaffer y Samson 1985; Gilpin y Soulé 1986; Goodman 1987); *2*] los que tienen que ver con la dinámica interna de las poblaciones locales (por ejemplo, la estocasticidad demográfica puede causar que las poblaciones pequeñas se extingan por una disminución en los nacimientos y una alta mortalidad de individuos) (Gilpin y Soulé 1986), y *3*] los que tienen que ver con las características génicas de las poblaciones —estocasticidad genética, en donde los procesos de deriva génica y depresión endogámica (consanguinidad) llevan a una población a la extinción— (Miller 1979; Gilpin y Soulé 1986; Caughley y Gunn 1996). Las extinciones determinísticas, es decir ocasionadas por procesos no azarosos, también parecen ser relativamente frecuentes en poblaciones de tamaño pequeño. Estas ocurren como producto de cambios direccionales en las condiciones del medio, que poco a poco provocan que el lugar ocupado por una especie se vuelva inhabitable.

El concepto de la mínima población viable se propuso originalmente para cuantificar el tamaño mínimo en que una población es viable bajo cualquiera de los factores de riesgo (estocásticos o determinísticos) que puedan afectarla. Ha sido definido como la mínima o la más pequeña población aislada con 95% de probabilidad de persistir en un lugar por 100 o más años (Shaffer 1983). Actualmente ha habido un incremento considerable en el uso de modelos de análisis de viabilidad poblacional (AVP) como una herramienta común en el manejo de especies en peligro de extinción o en la proyección del crecimiento poblacional de tales especies (Akçakaya *et al.* 2000; Schiegg *et al.* 2005; Barry y Elith 2006; Miller 2007). Aunque estos modelos son una herramienta poderosa para los biólogos dedicados a la conservación, ya que permite comparar planes de investigación opcionales y los riesgos de extinción entre especies, se sugiere precaución en su uso dado sus limitaciones, porque el AVP es un modelo cuya validez depende de la eficacia de la estructura del modelo y de la calidad de los datos, los cuales deben ser tratados mejor como hipótesis de trabajo para poner a prueba cualquier investigación. Parece que el uso más adecuado del AVP puede ser para comparar los efectos relativos de las acciones de manejo sobre el crecimiento de la población o su persistencia (Reed *et al.* 2002).

10.3 El valor de las listas de especies extintas o en peligro

Se ha propuesto recientemente utilizar las llamadas "listas rojas" de especies en peligro, compiladas principalmente por la Unión Mundial para la Naturaleza (UICN) como herramienta para calcular las tasas de extinción (Mace 1995; Butchart *et al.* 2004); por varias razones, el empleo de estas listas como indicadores del ritmo de extinción debe hacerse con cautela (Possingham *et al.* 2002). Las listas pueden cambiar a medida que nuestros conocimientos sobre la distribución de especies se hacen más precisos, especialmente con nuevas y mejores recolectas, que incluyan sitios antes no trabajados; al respecto véase Keith y Burgman (2004). En las listas sobre extinción de especies en México, que integramos en este capítulo, el lector encontrará que hemos procedido con la mayor cautela, refiriéndonos exclusivamente a la extinción de especies en el territorio nacional, e incluyendo solo los

casos publicados o señalados por especialistas en el grupo en cuestión.

En México varias especies que se consideraban extintas han vuelto a ser encontradas. Tal es el caso del bisonte (*Bison bison*), considerado extinto en territorio nacional y del que en 1988 se descubrió una población silvestre de aproximadamente 100 individuos en la región de Janos-Casas Grandes, nordeste de Chihuahua. Asimismo, la nutria de río, *Lutra canadensis*, común en Estados Unidos y Canadá, tenía una distribución marginal en México, limitada a los ríos Colorado y San Pedro en Sonora y Bravo en Tamaulipas. A principios de los años noventa se la consideró extinta en México, pero hay registros recientes en el Río Bravo en Coahuila y también es posible que sobreviva en los alrededores de la presa La Amistad o en la Laguna Madre en Tamaulipas. *Mustela nigripes*, el hurón de patas negras, solo se conocía en México por restos subfósiles. Recientemente fue reintroducido en la región de Janos-Casas Grandes en Chihuahua, en donde se calcula una población menor a 50 animales. *Sylvilagus insonus*, especie de conejo endémico de Omiltemi, Guerrero, y considerado extinto en varias listas (*v. gr.* Eldredge 1998), ha sido recientemente encontrado después de un siglo de no tener registros (toda la información anterior ha sido tomada de Ceballos *et al.* 2005).

Nosotros hemos incluido en la lista de especies desaparecidas o extintas al lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) porque no tenemos evidencias de que en la actualidad existan poblaciones en condiciones naturales. Sin embargo, los magros resultados en su reproducción en semicautiverio que ha tenido el convenio binacional México-Estados Unidos durante décadas a través de la Semarnat en el Programa de Vida Silvestre, hacen de su reintroducción a condiciones naturales un problema más social que biológico, dada la resistencia que oponen ganaderos y campesinos.

Así vemos que diagnosticar adecuadamente una extinción es en muchos casos muy difícil. Las listas de especies en peligro tienen los mismos elementos de incertidumbre que las listas de especies extintas, y otros adicionales como la estimación del tamaño mínimo de la población, el área de distribución y el ritmo de declinación, además de verdaderos problemas semánticos como el sentido exacto que se da a la expresión "en peligro de extinción" (Possingham *et al.* 2002; de Grammont y Cuarón 2006). Lo anterior es también un claro reflejo de la falta de evaluaciones de campo que tengan como propósito conocer el estado actual de la población o poblaciones por estudiar. Por estas razones, nuestras listas para México incluyen solo especies para las cuales la evidencia de extinción es convincente para los especialistas. No hemos incluido las especies "en peligro de extinción", más que en algún caso en que la situación bien documentada sugiere tal riesgo.

10.4 Listas de especies de animales y plantas desaparecidos o extintos de México

Como parte de un esfuerzo nacional para registrar las especies de animales y plantas extintas en México, este capítulo incluye las listas de vertebrados y plantas superiores cuya extinción ha sido confirmada por expertos en cada grupo taxonómico (cuadro 10.4 (CD 2)). La información procede de libros y listas que han sido publicados por la UICN, la Alianza para la Extinción Cero (Alliance for Zero Extinction, <*http://www.zeroextinction.org*>), la Evaluación Global de Anfibios (Global Amphibian Assessment, <*http://www.globalamphibians.org*>), el sistema global de información sobre peces, la Base de Especies (FishBase, <*http://www.fishbase.org/search.php*>) y otras fuentes bibliográficas, así como los libros sobre esta temática publicados en México (véanse las referencias bibliográficas). En todos los casos hemos buscado la confirmación de los especialistas en cada grupo.

Nuestro propósito es presentar únicamente las especies extintas de México hasta el momento confirmadas. Para la elaboración de las listas se han utilizado los siguientes criterios:

Especies extintas: aquellas nativas o restringidas a México cuya desaparición se ha confirmado.

Especies extirpadas: especies extintas en México pero que sobreviven en otros países como parte de su área de distribución (Ceballos y Rodríguez 1993; Contreras-Balderas *et al.* 2003).

Especies virtualmente extirpadas: aquellas desaparecidas de la naturaleza pero que sobreviven en condiciones de cautiverio o cría, sin posibilidades actuales de ser reintroducidas en su hábitat natural (Contreras-Balderas *et al.* 2003).

En las listas incluimos las causas posibles de extinción. Las hemos clasificado de la siguiente manera:

a] Cambios introducidos por la actividad humana:
- Sobreexplotación (SO): comercial o por cacería.
- Destrucción del hábitat (DH): fragmentación del hábitat original, drenaje de humedales, deforesta-

Cuadro 10.1 Especies de vertebrados y plantas desaparecidas, extintas, extirpadas, virtualmente extirpadas o cuya extinción en México se teme pero no se ha confirmado. Este cuadro es un resumen de la lista de especies presentadas en este capítulo

Grupos taxonómicos	Total de especies desaparecidas	Especies extintas en México	Extirpadas	Virtualmente extirpadas	Extinción no confirmada de especies
Plantas	26	20	1		5
Peces	38	17	12	8	1
Anfibios	29				29
Aves	19	12	5	1	1
Mamíferos	15	7	1		7
Total	**127**	**56**	**19**	**9**	**43**

ción, urbanización, destrucción de arrecifes coralinos, construcción de represas.
- Introducción de especies exóticas (IE).
- Contaminación (CO).
- Abatimiento del nivel del agua (AA) en el caso de peces.

b] Características biológicas que pueden haber estado ligadas a la extinción:
- Tamaño de la población (TP).
- Tamaño corporal de los organismos (TC).
- Distribución geográfica, con atención especial a los endemismos (DG).
- Relaciones con otras especies (RE).

En las listas incluimos una columna de comentarios, donde hemos recopilado (cuando la hemos encontrado) información relativa a la extinción de las especies, como es la fecha en que se recolectó el último ejemplar, tipo de hábitat donde se registró por última vez, esfuerzos que se han hecho para confirmar su persistencia, etc.

Asimismo, hemos incluido una columna con la distribución de la especie antes de su extinción. Hay que tomar en cuenta que esta lista se refiere a especies extintas en tiempos recientes, es decir a aquellos animales o plantas que, avistados en los últimos años del siglo XIX o primeros del siglo XX, no han vuelto a ser encontrados. No se incluyen las especies posiblemente extintas por la colonización europea, ni tampoco aquellas que desaparecieron al final del Pleistoceno. Estas son tratadas en otros capítulos de este libro.

10.5 Análisis de las listas

Algunas listas anteriores comprenden un mayor número de especies extintas debido a la inclusión de sinónimos. Para evitar este problema hemos recurrido a la ayuda de taxónomos expertos en los distintos grupos. De acuerdo con nuestra recopilación en México se llega a un total de 127 (84 confirmadas y 43 sin confirmar) especies extintas, extirpadas o virtualmente extirpadas. Esta relación incluye solo vertebrados y plantas con flores, por lo que el total de especies extintas, teniendo en cuenta otros grupos de organismos, es indudablemente mayor. Así, por ejemplo, el único caso de un invertebrado mexicano sobre el que hemos encontrado información exacta de su extinción es el molusco (familia Bulimelidae) *Amphibulina patula* que vivía en la Isla Guadalupe (Eldredge 1998).

De las distintas categorías que hemos establecido, el número de especies extintas es el más elevado: 56, seguido de 19 extirpadas y 9 virtualmente extirpadas. Los mayores números de especies extintas corresponden a peces (37 confirmadas y una sin confirmar) y aves (18 confirmadas y una sin confirmar; véase el cuadro 10.1). Estos números contrastan con las 19 especies de peces y 8 de aves señaladas por Peña-Jiménez y Neyra-González (1998). Dentro de las 43 especies en proceso de confirmación, 29 corresponden a anfibios (cuadro 10.1). Lo anterior se debe a que los expertos no han documentado la desaparición de ninguna especie en México (Global Amphibian Assessment 2008). La *Lithobates tlaloci* (Frost *et al.* 2006) fue considerada extinta por Peña-Jiménez y Neyra-González (1998), pero fue vuelta a encontrar posteriormente.

El proceso de identificar las especies extintas en México mediante las listas mencionadas ha permitido recopilar importantes registros de especies con distribución endémica. Encontramos, por ejemplo, que los peces son el grupo con mayor número de especies extintas (con 52.6%, cuadro 10.2), y en cuanto a especies asociadas a islas, los mamíferos y las aves presentan los mayores porcentajes de extinción (60 y 58% respectivamente, cuadro 10.2). Como ya mencionamos, las especies en ambientes aisla-

Cuadro 10.2 Número (y porcentaje) del total de especies extintas cuya distribución era endémica en diferentes estados e islas de México

Grupos taxonómicos	Especies extintas	Especies endémicas (%)	Estados e islas
Plantas	26	5 (20)	Hidalgo, Veracruz, Jalisco, Isla Guadalupe
Peces	38	20 (52.6)	Nuevo León, Coahuila, Jalisco, Durango, México, Veracruz
Anfibios	29	29 (100)	Oaxaca, Veracruz, Guerrero, Querétaro, Hidalgo, Durango
Aves	19	11 (58)	México, Sonora, Coahuila, Michoacán, Colima (Isla Benedicto), Baja California (Isla Todos los Santos), islas Guadalupe y Socorro
Mamíferos	15	9 (60)	Baja California (islas Todos los Santos, Coronado, Turner, San José), Nayarit (Archipiélago Las Marías, Islas Ángel de la Guarda, Isla San Juanito), Sonora (Isla San Pedro)
Total	**127**		

dos enfrentan problemas graves cuando se relacionan con otras especies exóticas. Algunos ejemplos para México son los casos de *Oceanodroma macrodactyla* (petrel de Guadalupe), *Thryomanes bewickii brevicauda* (saltaparedes) y *Pipilo erythrophtalmus consobrinus* (raspador moteado), que habitaban en la Isla Guadalupe. Hace 150 años, el hombre introdujo cabras en esta y otras islas del Pacífico mexicano causando deterioro en los lugares donde anidaban los individuos de esta especie (Lever 1985; Walter y Levin 2008). Por otro lado, en el caso de los anfibios (extinción no confirmada) observamos también una alta proporción de especies con distribución endémica, especialmente en el estado de Oaxaca, con 11 de las 18 especies de Anura supuestamente extintas (cuadro 10.3). Dado el escaso número de ejemplos y estudios, no contamos con una clara imagen de lo que ocurre en este grupo.

El análisis de las listas nos permite concluir que prácticamente en todos los casos, con algunas excepciones, la extinción de especies en México está asociada a una distribución original muy restringida (véase el capítulo 12); es decir, se trataba de especies extraordinariamente endémicas. Esta situación ha llevado a la extinción cuando el hábitat original ha sido modificado, bien por alteración y fragmentación, bien por la introducción de especies asociadas al hombre muy agresivas, como ha sido frecuente en islas. Si examinamos las listas de los distintos grupos, las causas directas de extinción son diferentes en cada clase.

Cuadro 10.3 Distribución de las especies endémicas de anfibios en México

Total de especies	Orden	Especies con distribución endémica	Estados con endemismos (núm. de especies)
18	Anura (sapos y ranas)	18 (100%)	Oaxaca (11), Veracruz (2), Hidalgo (2), Puebla (1), Estado de México (2)
11	Urodela (salamandras y ajolotes)	11 (100%)	Veracruz, Oaxaca, Querétaro, Hidalgo, Guerrero
29			

10.6 Las causas

10.6.1 Peces

La extinción de peces generalmente se asocia a la contaminación o abatimiento de los niveles de agua de los cuerpos lacustres o ríos. Un factor adicional importante que está desempeñando un papel en la pérdida de las poblaciones de peces es la introducción de especies exóticas (Contreras-Balderas *et al.* 2003). Estos fenómenos han actuado sobre poblaciones generalmente muy pequeñas y altamente endémicas (Contreras-Balderas *et al.* 2003).

10.6.2 Anfibios

El caso de los anfibios merece una especial atención. Aunque el número de especies con una gran posibilidad de estar extintas es alto, hemos mantenido la duda ya que no figuran como tales en el Global Amphibian Assessment, y su extinción ha sido supuesta pero no confirmada por los especialistas en el grupo; hemos mencionado ya el caso de una especie extinta "redescubierta" *Lithobates tlaloci* (Frost *et al.* 2006). Prácticamente en todos los casos se trata de especies con áreas de distribución muy res-

tringidas (véase el capítulo 12 de este volumen), la gran mayoría asociadas al bosque mesófilo de montaña.

Los expertos consultados han atribuido la extinción a destrucción o alteración profunda del hábitat original, junto con la presencia de la enfermedad quitridiomicosis (Stuart *et al.* 2004; Daszak *et al.* 2003) y a la reducción crítica de las poblaciones (no avistamiento en los últimos 20 años o más). Sin embargo, cuando se trata de especies de las que tenemos pocos datos (a veces solo la descripción original) y cuyo endemismo puede deberse justamente a la falta de información, queda la posibilidad de que persistan en algún remanente del bosque mesófilo no revisado. Los expertos consultados han insistido en la necesidad de un mayor trabajo de exploración en los remanentes de este tipo de bosque. Estos trabajos urgentes deberán enfrentarse a la creciente complicación en la obtención de permisos de recolecta científica (véase el capítulo 8 de este volumen) o a la dificultad de tener acceso a propiedades privadas o comunales.

Es importante señalar que a pesar de las terribles pérdidas que en su extensión e integridad han sufrido los distintos tipos de bosque mexicanos, especialmente los tropicales, el único en el que de forma consistente se cuenta con evidencia sobre extinciones claramente atribuibles a la alteración o destrucción, es justamente el bosque mesófilo de montaña.

10.6.3 Reptiles

No deja de ser sorprendente que solamente exista un registro de extinción correspondiente a una especie insular (véanse listas). En general, la pérdida de poblaciones o extinción de reptiles (con excepción de las tortugas marinas) está menos documentada que para otros grupos de vertebrados (Gibbons *et al.* 2000). En Madagascar, por ejemplo, es probable que existan extinciones de especies microendémicas de reptiles; pero en tiempos históricos solo se ha documentado la extinción de especies de gran tamaño (Raxworthy y Nussbaum 2000). En otras partes del mundo las causas de las extinciones antrópicas de reptiles son la introducción de especies exóticas, el cambio en el uso del suelo y degradación de habitats, la contaminación y, crecientemente, el cambio climático (Gibbons *et al.* 2000). Estos factores están presentes en todo el territorio nacional, por lo que es probable que la falta de extinciones documentadas se deba a la insuficiencia en los estudios herpetofaunísticos y a la tendencia observada en reptiles y anfibios a que las especies tengan áreas de distribución mucho menos extendidas que las de otros vertebrados terrestres (véase el capítulo 12 de este volumen). La necesidad de redoblar esfuerzos para los estudios detallados sobre las distribuciones de las especies y los estados de sus poblaciones se hace evidente en el caso de los reptiles.

10.6.4 Aves

Para las aves, las causas de extinción son más diversas y en algunos casos han influido fenómenos ocurridos fuera de México, ya que estas aves tenían en nuestro país el límite sur de su distribución. En estas condiciones están *Gymnogyps californianus* (cóndor de California) y *Hectopistes migratorius* (paloma mensajera).

También hemos documentado que la extinción en algunas especies de aves puede asociarse a un cambio antropogénico profundo del hábitat. En estas circunstancias se encuentra *Campephilus imperialis* (carpintero imperial), cuya desaparición se asocia a los cambios en los bosques de pinos donde encontraba sitios de anidación y abundante alimento (Íñigo-Elías y Enkerlin-Hoeflich 2003). En cuanto al zanate del Lerma (*Quiscalus palustris*), que estaba circunscrito a los humedales del centro de México, su desaparición se asocia a las alteraciones sufridas por estos humedales en los últimos 200 años por uso urbano, industrial y agrícola (Íñigo-Elías y Enkerlin-Hoeflich 2003).

Finalmente, ya hemos mencionado y discutido la introducción de especies exóticas como causa de extinción, especialmente para las especies con distribución endémica en varias islas de México. En las listas anexas se encuentran las diferentes causas de extinción supuestas para las distintas especies.

10.6.5 Mamíferos

Ceballos (1999) documenta la desaparición histórica acumulada de 11 especies de mamíferos en todo el territorio nacional, contra un total de 525 que existen actualmente. En nuestras listas incluimos 18 especies (más una pendiente de confirmación). La información está basada en trabajos posteriores a 1999 del propio Ceballos y colaboradores.

Hay que destacar que la mayor parte de las especies señaladas como desaparecidas en México no están extintas. Un ejemplo es la nutria marina del Pacífico, que cuenta con algunas poblaciones fuera del territorio nacional. Su reaparición en el país como resultado de procesos de colonización o de programas de reintroducción es posi-

ble en este y otros casos semejantes. Ya hemos mencionado el reciente descubrimiento del bisonte en territorio nacional.

Entre los mamíferos tenemos no los únicos pero sí la mayor parte de los ejemplos de especies con distribución amplia, cuya extinción puede asociarse a la cacería. Tales son los casos del lobo mexicano, la nutria (*Enhydra lutris*), la foca del Caribe (*Monachus tropicalis*), el mapache (*Procyon insularis*) —aunque para esta especie también puede haber intervenido la modificación del hábitat— y el oso pardo (*Ursus arctos*). De algunas de esas especies se conservan pequeñas poblaciones en cautiverio o existen fuera de México, por lo que su reintroducción es posible, aunque en el caso de los depredadores grandes esto no es fácil.

En el caso de los mamíferos pequeños (todos ellos roedores) la extinción está asociada a alteraciones del hábitat y, sobre todo en el caso de las especies insulares, a la introducción de especies parantrópicas competidoras o depredadoras. Es interesante señalar que de las especies de roedores consideradas como extintas, ocho vivían en islas oceánicas y las dos restantes tenían una distribución prácticamente insular aunque en el continente.

10.6.6 Plantas

Las causas de extinción de plantas mexicanas no se encuentran tan bien documentadas como las de algunos vertebrados, aunque se sabe que la fragmentación y pérdida de hábitat afecta a muchas especies (Sosa y Platas 1998; Sosa *et al.* 1998) y que la recolecta ilegal con fines comerciales afecta directamente a varias familias de plantas (Hernández y Bárcenas 1995; Robbins 2003; Flores-Palacios y Valencia-Díaz 2007). Esto sugiere que el tráfico puede ser un factor de extinción particularmente serio, al menos en algunas familias como Cactaceae, Orchidaceae y Bromeliaceae. Asimismo, la introducción de especies como cabras en algunas islas ha causado la desaparición de especies de plantas microendémicas (León de la Luz *et al.* 2003). En otras partes del mundo se ha documentado muy claramente la expansión de los sistemas agrarios y las superficies urbanas como causas principales de la desaparición de poblaciones (Thompson y Jones 1999). Un posible ejemplo de este mecanismo podría encontrarse en las extinciones de algunas especies de plantas acuáticas asociadas a la desaparición de ojos de agua al crecer la mancha urbana de la ciudad de México (Lot y Novelo 2004). Finalmente, Sosa *et al.* (1998) han documentado la pérdida de la capacidad de producción de semillas en *Zamia inermis* (Cicadáceas), probablemente debido a la destrucción del hábitat de sus polinizadores.

10.7 Conclusiones

Es indudable que una prioridad de toda política nacional de biodiversidad es reducir al máximo los riesgos de extinción de especies. Hacer recomendaciones al respecto es mucho más complejo de lo que puede parecer, ya que como hemos visto las causas de extinción varían según el grupo de organismos. Sin embargo, algunas medidas pueden recomendarse:

1] Aunque existen varios estudios sobre causas y amenazas de extinción de algunas especies, en general falta información. Es necesario más trabajo científico de campo con el fin de conocer el estado de conservación de las poblaciones y sus amenazas, con monitoreos continuos para estimar la densidad poblacional e identificar el grado de fragmentación de su hábitat. Lo anterior es evidente en el caso de los anfibios. En muchas especies supuestamente extintas las únicas referencias que tenemos son la descripción original y datos parciales de que no han vuelto a ser encontradas. Una búsqueda sistemática de anfibios en los remanentes de bosque mesófilo de montaña de Oaxaca, Chiapas y Veracruz seguramente daría resultados interesantes.

2] En muchos casos, la posible o real extinción o extirpación de una especie está asociada a trastornos antrópicos profundos del hábitat. Este es un elemento general en la pérdida de especies, estén o no en peligro de extinción. Cualquier medida para proteger las comunidades naturales remanentes será altamente positiva.

En el caso de muchas especies en peligro de extinción tenemos a nuestro favor que sus áreas de distribución son muy pequeñas. No es imposible la adquisición (por organizaciones ecologistas, centros de investigación u organismos de los tres niveles de gobierno) de los lugares donde estas especies viven, para colocarlos bajo un régimen de protección total, debidamente supervisados. Tratándose, como ocurre en muchos casos, de extensiones pequeñas, su protección puede tener un costo económico bajo.

3] En el caso de aquellas especies amenazadas por especies invasoras exóticas de alto impacto, cabe la posibilidad de la erradicación, como se ha planteado en varios lugares para cabras, gatos, perros y ratas. En algunas islas se han realizado con éxito labores de exterminio, por ejemplo con las cabras de las Galápagos.

Habrá que evitar a toda costa la introducción de espe-

cies invasoras en aquellos lugares con endemismos expuestos a extinción, sean islas o "islas" continentales, como manantiales, lagos, hábitats aislados, etc. Hay que recordar que en el pasado varias de las especies invasoras (por ejemplo tilapias o cabras) fueron introducidas incluso con el apoyo de programas oficiales.

4] La cacería, recolección y tráfico ilegal de especies amenazadas de extinción en vida silvestre debe estar totalmente prohibida, hasta que no se tenga la seguridad de contar con poblaciones adecuadas que puedan soportar un cierto uso humano. Este uso será siempre restringido, bien planeado y vigilado. Para todo ello es indispensable hacer las correspondientes campañas de sensibilización entre las poblaciones locales, que pueden ser los mejores vigilantes.

5] Cualquier obra o modificación del uso del suelo que se realice en un área con especies endémicas debe demostrar ante la autoridad ambiental nacional que ha realizado los estudios y tomado las medidas necesarias para evitar cualquier riesgo de extinción. Lo anterior también debe aplicarse a obras gubernamentales como carreteras, ductos o de infraestructura turística. Si se buscan, siempre se podrán encontrar opciones que reduzcan los riesgos de extinción. Lo importante es tomar siempre los riesgos de extinción como factor por considerar antes de otorgar cualquier permiso de obra o cambio del uso del suelo.

6] En varias especies de mamíferos extirpados en México es factible y deseable pensar en su reintroducción. Para ello habría que contar con los estudios ecológicos que aseguren la viabilidad de los ejemplares reintroducidos, así como un programa adecuado de monitoreo.

Es también deseable fomentar el cultivo comercial de especies de plantas amenazadas de extinción y que al mismo tiempo tienen demanda comercial. Este cultivo debe involucrar a las poblaciones locales (como se ha hecho en la reserva de la biosfera de Tehuacán); facilitar una parte de su producción para programas de resiembra en condiciones naturales y, sobre todo, estar monitoreado por la autoridad ambiental y organismos ecologistas con la participación de las poblaciones locales. Este monitoreo asegurará que los programas de siembra no sirvan para encubrir una explotación clandestina ilegal de estas mismas plantas en condiciones naturales.

Agradecimientos

Como hemos señalado en la introducción, este capítulo representa un esfuerzo colectivo en el cual hemos recurrido al mayor número posible de especialistas. Muy importantes han sido las contribuciones de los doctores Salvador Contreras-Balderas (Facultad de Ciencias Biológicas, UANL, Monterrey) y Jerzy Rzedowski (Instituto de Ecología, A.C., Pátzcuaro, Mich.).

Además hemos recibido información y ayuda de los siguientes especialistas: Juan E. Bezaury Creel (Director de Política Ambiental, The Nature Conservancy-México); Gerardo Ceballos González (Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, UNAM); Héctor Gómez de Silva (UNAM); Fernando González (Instituto de Ecología, A.C., Xalapa); Samuel López de Aquino (Coordinador del Área Científica, Museo de las Aves de México); Eduardo Pineda (Instituto de Ecología, A.C., Xalapa); César Ríos Muñoz (Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM).

Referencias

Adler, K. 1965. Three new frogs of the genus *Hyla* from the Sierra Madre del Sur of Mexico. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* **642**: 1-19.

Adler, K., y D.M. Dennis. 1972. New three frogs of the genus *Hyla* from the cloud forest of western Guerrero, Mexico. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* **7**: 1-19.

Akçakaya, H.R., S. Ferson, M.A. Burgman, D.A. Keith, G.M. Mace *et al.* 2000. Making consistent IUCN classifications under uncertainty. *Conservation Biology* **14**: 1001-1013.

Allen, J.A. 1887. The West Indian seal (*Monachus tropicalis* Gray). *Bulletin of the American Museum of Natural History* **1**: 1-34.

Álvarez-Castañeda, S.T., y A. Ortega-Rubio. 2003. Current status of rodents on islands in the Gulf of California. *Biological Conservation* **109**: 157-163.

Baguette, M. 2004. The classical metapopulation theory and the real, natural world: A critical appraisal. *Basic and Applied Ecology* **5**: 213-224.

Baptista, L.F. 2000. Paloma de Socorro, en G. Ceballos y L. Márquez-Valdelamar (coords.), *Las aves de México en peligro de extinción.* Conabio-Instituto de Ecología, UNAM-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 173-174.

Barry, S., y J. Elith. 2006. Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology* **43**: 413-423.

Bellrose, F.C. 1978. *Ducks, geese, and swans of North America.* 4a. ed. Stackpole Books, Harrisburg, PA.

Beltrán, E. 1953. *Vida silvestre y recursos naturales a lo largo de la Carretera Panamericana.* Imernar, México.

Best, T.L., y J.A. Lackey. 1985. *Dipodomys gravipes. Mammalian Species* **236**:1-4.

Best, T.L., y H.H. Thomas. 1991. *Dipodomys insularis. Mammalian species* **374**:1-3.

Bergman, C.A. 1985. The triumphant trumpeter swan. *National Geographic* **168**:544-558.

Blake, E.R. 1977. *Manual of neotropical birds*, vol. I: *Sphenicidae (penguins) to Laridae (gulls and allies).* University of Chicago Press, Chicago.

Blockstein, D.E. 2000. Paloma pasajera, en G. Ceballos y L. Márquez-Valdelamar (coords.), *Las aves de México en peligro de extinción.* Conabio-Instituto de Ecología, unam-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 176 y 207.

Brattstrom, B.H., y T.R. Howell. 1956. The birds of the Revillagigedo Islands, Mexico. *The Condor* **58**:107-120.

Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*, vol. 1. unam, México.

Bray, D.B., E.A. Ellis, N. Armijo-Canto y C.T. Beck. 2004. The institutional drivers of sustainable landscapes: A case study of the 'Mayan Zone' in Quintana Roo, Mexico. *Land Use Policy* **21**:333-346.

Brown, D.E. (ed.). 1983. *The wolf in the Southwest.* The University of Arizona Press, Tucson.

Brown, D.E. 1985. *The grizzly in the Southwest.* University of Oklahoma Press, Norman.

Brown, L.H., y D. Amadon. 1968. *Eagles, hawks, and falcons of the world.* 2 vols. Country Life Books, Londres.

Burt, W.H. 1932. Descriptions of heretofore unknown mammals from islands in the Gulf of California, Mexico. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* **7**:161-182.

Butchart, S.H., A. Stattersfield, A. Leon, S. Shutes, R. Akçakaya *et al.* 2004. Measuring global trends in the status of biodiversity: Red list indices for birds. *PLoS Biology* **2**: 2294-2304.

Butchart, S.H.M., A.J. Stattersfield y T.M. Brooks. 2006. Going or gone: Defining 'possibly extinct' species to give a truer picture of recent extinctions. *Bulletin of the British Ornithologists* **126A**:7-24.

Caldwell, J.P. 1974. A re-evaluation of the *Hyla bistincta* species group, with descriptions of three news species (Anura: Hylidae). *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas* **28**:1-37.

Campbell, J.A., W.W. Lamar y D.M. Hillis.1989. A new species of dimunitive *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) from Oaxaca, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **102**:491-492.

Castro-Arellano, I., y J. Uribe. 2005. Rata arrocera, en G. Ceballos y G. Oliva (coords.), *Los mamíferos silvestres de México.* Conabio-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 712-713.

Caughley, G., y A. Gunn. 1996. *Conservation biology in theory and practice.* Blackwell Science, Cambridge.

Ceballos, G. 1999. Conservación de los mamíferos de México. *Biodiversitas* **27**:1-8.

Ceballos, G. 2000. Periquito de Carolina, en G. Ceballos y L. Márquez-Valdelamar (coords.), *Las aves de México en peligro de extinción.* Conabio-Instituto de Ecología, unam-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 235-236.

Ceballos, G., y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals, en M.A. Mares y D.J. Schmidly (eds.), *Topics in Latin America mammalogy: History, biodiversity and education.* University of Oklahoma Press, Norman, pp.167-198.

Ceballos, G., y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México. II: Patrones de endemicidad, en R.A. Medellín y G. Ceballos (eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México.* Publicaciones especiales, vol. 1, Asociación Mexicana de Mastozoología, México, pp. 87-108.

Ceballos, G., y L. Márquez Valdelamar. 2000. *Las aves de México en peligro de extinción.* Conabio-Instituto de Ecología, unam-Fondo de Cultura Económica, México.

Ceballos, G., y P.R. Ehrlich. 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* **296**:904-907.

Ceballos, G., y G. Oliva. 2005. *Los mamíferos silvestres de México.* Conabio-Fondo de Cultura Económica, México.

Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales, R.A. Medellín, L. Medrano-González y G. Oliva. 2005. Diversidad y conservación de los mamíferos de México, en G. Ceballos y G. Oliva (coords.), *Los mamíferos silvestres de México.* Conabio-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 21-66.

Challenger, A. 1988. *Utilización y conservación de los ecosistemas de México. Pasado, presente y futuro.* Conabio-Instituto de Biología, unam-Agrupación Sierra Madre, México.

Chernoff, B., y R.R. Miller. 1986. Fishes of the *Notropis calientis* complex with a key to the Southern shiners of Mexico. *Copeia* **1986**:170-183.

Collar, N.J., L.P. Gonzaga, N. Krabbe, A. Madroño Nieto, L.G. Naranjo, T.A. Parker III y D.C. Wege. 1992. *Threatened birds of the Americas. The icbp/iucn Red Data Book.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Contreras-Balderas, S., y A. Maeda-Martínez.1985. Estado actual de la ictiofauna nativa de la Cuenca de Parras, Coah., Méx., con notas sobre algunos invertebrados. *Memoria*, VIII Congreso Nacional de Zoología, México **1**:59-69.

Contreras-Balderas, S., y M.L. Lozano-Vilano. 1996. Survival status of the Sandia and Potosí Valleys endemic pupfishes and crayfishes from the Mexican plateau in Nuevo León, Mexico, with comments on associated extinct Snails. *Ichthyol. Explor. Freshwaters (Germany)* **7**:33-40.

Contreras-Balderas, S., P. Almada-Villela, M.L. Lozano-Vilano y M.E. García-Ramírez. 2003. Freshwater fish at risk or extinct in Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **12**:241-251.

Crawley, M.J. 1986. The population biology of invaders. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* **314**:711-731.

Crooks, K.R., y M.E. Soulé. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* **400**: 563-566.

Chapin III, S.F., E.S. Zavaleta, V.T. Eviner, R.L. Naylor, P.M. Vitousek *et al.* 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**:234-242.

Daszak, P., A.A. Cunningham y A.D. Hyatt. 2003. Infectious disease and amphibian population declines. *Diversity and Distributions* **9**:141-150.

De Grammont, P., y A. Cuarón. 2006. An evaluation of threatened species categorization systems used on the American continent. *Conservation Biology* **20**:14-27.

De la Cerda, A., y E. Mellink. 2005. Ratón, en G. Ceballos y G. Oliva (coords.), *Los mamíferos silvestres de México.* Conabio-Fondo de Cultura Económica. México, pp. 763-764.

Díaz del Castillo, B. [1521]. 1961. *Historia verdadera de la conquista de la Nueva España*, Fernández Editores, México.

Dickerman, R.W. 1965. The juvenal plumaje and distribution of *Cassidix palustris* (Swainson). *The Auk* **82**:268-270.

Dirzo, R., y M.C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in Southeast Mexico. *Conservation Biology* **6**:84-90.

Dobson, A.P. 1996. The mathematics of extinction, en A.P. Dobson (ed.), *Conservation and biodiversity*. Scientific American Library, Nueva York, pp. 59-85.

Duellman, W.E. 1961. A new species of fringe-limbed from Mexico. Studies of American hylid frogs, VIII. *Transactions of the Kansas Academy of Science* **64**:349-352.

Duellman, W.E. 1968a. Descriptions of new hylid frogs from Mexico and Central America. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* **17**:559-578.

Duellman, W.E. 1968b. The genera of *Phyllomedusine* frogs (Anura: Hylidae). *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* **18**:1-10.

Duellman, W.E. 1968c. The taxonomic status of some American hylid frogs. *Herpetologica* **24**:194-209.

Duellman, W.E. 2001. *The hylid frogs of Middle America*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca.

Duffy, J.E. 2003. Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecology Letters* **6**:680-687.

Ehrlich, P.R., D.S. Dobkin y D. Wheye. 1992. *Birds in jeopardy: The imperiled and extinct birds of the United States and Canada, including Hawaii and Puerto Rico.* Stanford University Press, Stanford.

Eldredge, N. 1998. *Life in the balance. Humanity and the biodiversity crisis*. Princeton University Press, Nueva Jersey.

Espinosa de los Monteros, A. 2000. Zanate de Lerma, en G. Ceballos y L. Márquez-Valdelamar (coords.), *Las aves de México en peligro de extinción*. Conabio-Instituto de Ecología, unam-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 318-319.

Estes, J.A., y J.F. Palmisano. 1974. Sea otters: Their role in structuring nearshore communities. *Science* **185**:1058.

Estes, J.A., D.O. Duggins y G.B. Rathbun. 1989. The ecology of extinctions in kelp forest communities. *Conservation Biology* **3**:251-264.

Evenden, F.G. Jr. 1952. Notes on Mexican bird distribution. *The Wilson Bulletin* **64**:112-113.

Flores-Palacios, A., y S. Valencia-Díaz. 2007. Local illegal trade reveals unknown diversity and involves a high species richness of wild vascular epiphytes. *Biological Conservation* **136**:372-387.

Frost, D.R., J.N. Grant, R.H. Faivovich, R.H. Bain, A. Haas *et al.* 2006. Amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **297**:8-371.

Fuller, E. 2000. *Extinct birds.* Oxford University Press, Oxford.

Gibbons, J.W., D.E. Scott, T.J. Ryan, K. Buhlmann, T.D. Tuberville *et al.* 2000. The global decline of reptiles, *déjà vu* amphibians. *BioScience* **50**:653-666.

Gilpin, M.E., y M.E. Soulé. 1986. Minimum viable populations: Processes of species extinction, en M.E. Soulé (ed.), *Conservation biology: The science of scarcity and diversity.* Sinauer, Sunderland, pp. 19-34.

Global Amphibian Assessment. 2008. *Red list status*, en <*http://www.globalamphibians.org*> (consultado en marzo de 2008).

Gómez de Silva, H., y A. Oliveras de Ita (eds.). 2003. *Conservación de aves: experiencias en México.* Cipamex-nfwf-Conabio, México.

González, R.M., y F.A. Cervantes. 2005. Ratón, en G. Ceballos y G. Oliva (coords.), *Los mamíferos silvestres de México.* Conabio-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 661-662.

Goodman, D. 1987. The demography of chance extinction, en M.E. Soulé (ed.), *Viable population for conservation.* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 11-34.

Grayson, A.J. 1871. On the physical geography and natural history of the islands of the Tres Marías and of Socorro, off the western coast of Mexico. *Proceedings of the Boston Natural History Society*, **14**:261-302.

Grayson, D., y D. Meltzer. 2003. Requiem for North American overkill. *Journal of Archaeological Science* **30**:585-593.

Greenway, J.C. Jr. 1967. *Extinct and vanishing birds of the world.* Dover, Nueva York.

Groombridge, B. 1994. *1994 iucn red list of threatened animals.* iucn, Gland.

Guisan, A., y N.E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**: 147-186.

Günther, A.C.L.G. (1885-1902). Reptilia and Batrachia, en *Biologia Centrali-Americana*. Taylor & Francis, Londres.

Halffter, G., y L. Arellano. 2002. Response of dung beetles diversity to human induced changes in tropical landscape. *Biotropica* **34**:144-154.

Hanken, J., D.B. Wake y H.L. Freeman. 1999. Three new species of minutes salamanders (*Thorius*: Plethodontidae) from Guerrero, Mexico, including the report of a novel dental polymorphism in urodeles. *Copeia* **1999**: 917-931.

Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford.

Harris, G., y S.L. Pimm. 2008. Range size and extinction risk in forest birds. *Conservation Biology* **22**: 163-171.

Harrison, I.J., y M.L.J. Stiassny.1999. The quiet crisis a preliminary listing of the freshwater fishes of the world that are extinct or "missing in action", en R. McPhee (ed.), *Extinctions in near time*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, pp. 271-331.

Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: An empirical evaluation. *Biol. Journ. Linn. Soc.* **42**: 73-88.

Harrison, S. 1994. Metapopulations and conservations, en E.R.M. May y N. Webb (eds.), *Large scale ecology and conservation biology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 111-128.

Hernández, H., y R.T. Bárcenas. 1995. Endangered cactii in the Chihuahuan desert. I: Distribution patterns. *Conservation Biology* **9**: 1176-1188.

Herrera, A.L. 1891. Apuntes de ornitología: la migración en el Valle de México. *La Naturaleza*, segunda serie **1**: 1-85.

Hillis. D.M., y J.S. Frost. 1985. Three new species of leopard frogs (*Rana pipiens* complex) from the Mexican Plateau. *Occasional Papers of the Museum of Natural History of the University of Kansas* **117**: 1-14.

Hobbs, R.J., y L.F. Huenneke. 1992. Disturbance, diversity and invasion: Implication for conservation. *Conservation Biology* **6**: 324-337.

Howell, S.N.G., y S. Webb. 1995. *Guide of the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press, Nueva York.

Íñigo-Elías, E. 2000. Orden Falconiformes. Caracara comecacao y Caracara de Guadalupe, en G. Ceballos y L. Márquez-Valdelamar (coords.), *Las aves de México en peligro de extinción*. Conabio-Instituto de Ecología, unam-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 126-128.

Íñigo-Elías, E., y E.C. Enkerlin-Hoeflich. 2003. Amenazas, estrategias e instrumentos para la conservación de las aves, en H. Gómez de Silva y A. Oliveras de Ita (eds.), *Conservación de aves: experiencias en México*. Cipamex-nfwf-Conabio, México, pp. 86-102.

(iucn) The World Conservation Union-Conservation International-NatureServe. 2006. *Global Amphibian Assessment*, en <*www.globalamphibians.org*> (consultado en mayo de 2006).

James, H.F., T. Stafford, D. Steadman, S.L. Olson, P.S. Martin *et al.* 1987. Radiocarbon dates on bones of extinct birds from Hawaii. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **84**: 2350-2354.

Jehl, J.R. Jr., y K.C. Parker. 1982. The status of the avifauna of the Revillagigedo Islands, Mexico. *The Wilson Bulletin* **94**: 1-19.

Jehl, J.R. Jr., y K.C. Parker. 1983. "Replacements" of landbird species on Socorro Island, Mexico. *The Auk* **100**: 551-559.

Jehl, J.R. Jr., y W.T. Everett. 1985. History and status of the avifauna on Isla Guadalupe, Mexico. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* **20**: 313-336.

Keith, D.A., y M.A. Burgman. 2004. The Lazarus effect: Can the dynamics of extinct species lists tell us anything about the status of biodiversity? *Biological Conservation* **117**: 41-48.

Kenyon, K.W. 1977. Caribbean monk seal extinct. *Journal of Mammalogy* **58**: 97-98.

King, W.B. 1981. *Endangered birds of the world. The icbp bird red data book*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Koford, C.B. 1953. *The California condor*. National Audubon Society Research Report 4 (Reprinted 1966). Dover, Nueva York.

Lande, R., S. Engen y B. Saether. 2003. *Stochastic population dynamics in ecology and conservation*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford.

Larsen, M.A., M.R. Ryan, y R.K. Murphy. 2002. Population viability of Piping Plovers: Effects of predator exclusion. *Journal of Wildlife Management* **66**: 361-371.

Lammertink, M., M.C. Arismendi y G. Ceballos. 2000. Carpintero imperial, en G. Ceballos y L. Márquez-Valdelamar (coords.), *Las aves de México en peligro de extinción*. Conabio-Instituto de Ecología, unam-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 273-278.

León de la Luz, J., J.P. Rebman y T. Oberbauer. 2003. On the urgency of conservation on Guadalupe Island, Mexico: Is it a lost paradise? *Biodiversity and Conservation* **12**: 1073-1082.

Leopold, A.S. 1959. *Wildlife of Mexico. The game birds and mammals*. University of California Press, Berkeley.

Lever, S.C. 1985. *Naturalized mammals of the world*. Longman, Harlow, UK.

Lewis, O.T. 2006. Climate change, species-area curves and the extinction crisis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **361**: 163-171.

Lips, K.R., J.R. Mendelson III, A. Muñoz-Alonso, L. Canseco-Márquez y D.G. Mulcahy. 2004. Amphibian population declines in montane southern Mexico: Resurveys of historical localities. *Biological Conservation* **119**: 555-564.

Lot, A., y A. Novelo. 2004. *Iconografía y estudio de plantas acuáticas de la ciudad de México y sus alrededores*. unam, México.

Lynch, J.F. 1967. *Proc. Biol. Soc. Washington* **80**: 216.

Lynch, J.F., y D.B. Wake. 1989. Two new species of *Pseudoeurycea* (Amphibia: Caudata) from Oaxaca, Mexico. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* **411**: 11-22.

MacArthur, R.H., y E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

Mace, G. 1995. Classification of threatened species and its role in conservation planning, en J.H. Lawton y R.M. May (eds.), *Extinction rates*. Oxford University Press, Oxford, pp. 197-213.

Márquez-Valdelamar, L. 2000. Chivirín de San Benedicto, en G. Ceballos y L. Márquez-Valdelamar (coords.), *Las aves de México en peligro de extinción*. CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM-Fondo de Cultura Económica, México, p. 292.

May, R.M., y J.H. Lawton. 1995. Assessing extinction rates, en J.H. Lawton y R.M. May (eds.), *Extinction rates*. Oxford University Press, Oxford, pp. 1-24.

McBride, R. 1980. The Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*): A historical review and observations on its status and distribution. U.S. Fish and Wildlife Service, Progress Report. Albuquerque.

McKinley, D. 1964. History of the Carolina parakeet in it southwestern range. *The Wilson Bulletin* **76**:68-93.

McLellan, M.E. 1926. Expedition to the Revillagigedo islands, Mexico, in 1925. *Proceedings of the California Academy of Sciences, Fourth Series* **15**:279-322.

McNeely, J., K.R. Miller, W.V. Reid y R.A. Mittermeier. 1990. *Conserving the world's biological diversity.* IUCN-WRI-CI-WWF-US & World Bank, Gland.

Meik, J.M., L. Canseco-Márquez, E.N. Smith y J.A. Campbell. 2005. A new species of *Hyla* (Anura: Hylidae) from Cerro Las Flores, Oaxaca, Mexico. *Zootaxa* **1046**:17-27.

Mellink, E. 1992. *Status de los heterómidos y cricétidos endémicos del estado de Baja California.* Comunicaciones académicas, Serie Ecología. CICESE, Ensenada.

Mellink, E., y J. Luévano. 2005. Rata canguro, en G. Ceballos y G. Oliva (coords.), *Los mamíferos silvestres de México.* CONABIO-Fondo de Cultura Económica. México, pp. 613-614.

Mellink, E., y J. Luévano. 2005. Rata magueyera, en G. Ceballos y G. Oliva (coords.), *Los mamíferos silvestres de México.* CONABIO-Fondo de Cultura Económica. México, pp. 664-687.

Mendelson III, J. 2006. *Plectrohyla ephemera. 2007 IUCN red list of threatened species*, en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2008).

Mendelson III, J.R., y L. Canseco-Márquez. 2002. Rediscovery of the rare treefrog, *Hyla cembra* Caldwell, in Oaxaca, Mexico. *Southwestern Naturalist* **47**:459-461.

Meyer de Schauensee, R. 1970. *A guide of the birds of South America.* Academy of Natural Sciences, Philadelphia.

Miller, A.H., H. Friemann, L. Griscom y L.T. Moore. 1957. Distributional check-list of the birds of Mexico. Part II. *Pacific Coast Avifauna* **33**:1-435.

Miller, P.S. 2007. Tools and techniques for disease risk assessment in threatened wildlife conservation programmes. *International Zoo Yearbook* **41**:38-51.

Miller, R.I. 1979. Conserving the genetic integrity of faunal populations and communities. *Environmental Conservation* **6**:197-304.

Miller, R.R., J.D. Williams y J.E. Williams.1989. Extinctions of North American fishes during past century. *Fisheries* **14**:22-38.

Navarijo-Ornelas, L., y A.M. Chávez-López. 2000. Grulla blanca, en G. Ceballos y L. Márquez-Valdelamar (coords.), *Las aves de México en peligro de extinción*. CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM-Fondo de Cultura Económica, México, pp.157-158.

Navarro-Sigüenza, A. 2000. Semillero apizarrado, en G. Ceballos y L. Márquez-Valdelamar (coords.), *Las aves de México en peligro de extinción.* CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 311-312.

Nelson, E.W. 1898. The imperial ivory-billed woodpecker *Campephilus imperialis* (Gould). *The Auk* **15**:217-223.

Pace, M.L., J. Cole, S.P. Carpenter y J.K. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* **12**:483-488.

Parra-Olea, G. 1998. *Pseudoeurycea nigromaculata* (Taylor, 1941). *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* **661**:1-2.

Parra-Olea, G., M. García-París y D.B. Wake.1999. Status of some populations of Mexican salamanders. *Revista de Biología Tropical* **47**:217-223.

Parra-Olea, G., T.J. Papenfuss y D.B. Wake. 2001. New species of lungless salamanders of the genus *Pseudoeurycea* (Amphibia: Caudata: Plethodontidae) from Veracruz, Mexico. *Scientific Papers of the Natural History Museum of the University of Kansas* **20**:1-9.

Parra-Olea, G., y D. Wake. 2004a. *Chiropterotriton magnipes. 2007 IUCN red list of threatened species*, en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2008).

Parra-Olea, G., y D. Wake. 2004b. *Chiropterotriton mosaueri. 2006 IUCN red list of threatened species*, en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en abril 2006).

Parra-Olea, G., y D. Wake. 2004c. *Ixalotriton parva. 2007 IUCN red list of threatened species*, en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2008).

Parra-Olea, G., y D. Wake. 2004d. *Pseudoeurycea aquatica. 2007 IUCN red list of threatened species*, en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2008).

Parra-Olea, G., y D. Wake. 2004e. Pseudoeurycea naucampatepetl. *2007 IUCN red list of threatened species*, en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2008).

Parra-Olea, G., y D. Wake. 2004f. *Pseudoeurycea nigromaculata. 2007 IUCN red list of threatened species*, en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2008).

Parra-Olea, G., y D. Wake. 2004g. *Pseudoeurycea praecellens. 2007 IUCN red list of threatened species*, en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2008).

Parra-Olea, G., y D. Wake. 2004h. *Thorius infernalis. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2008).

Parra-Olea, G., y D. Wake. 2004i. *Thorius magnipes. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2008).

Parra-Olea, G., y D. Wake. 2004j. *Thorius narismagnus. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2008).

Parra Olea, G., y D. Wake. 2004k. *Thorius narisovalis. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2008).

Pascal, M., J.F. Cosson, F. Bioret, P., yésou y F. Siorat. 1996. Réfléxions sur le bien-fondé de rétablir une certaine biodiversité de milieux insulaires par l'éradication d'éspèces exogènes. Cas de certains mamifères d'îles de Bretagne (France). *Vie Milie* **46**:345-354.

Peña-Jiménez, A., y L. Neyra-González. 1998. Amenazas a la biodiversidad, en Conabio, *La diversidad biológica de México: Estudio de País, 1998*. Conabio, México, pp. 157-182.

Peters, J.L. 1960. *Check-list of the birds of the world*, vol. 9. Harvard University Press, Cambridge.

Peterson, R.T. 1961. *A field guide to western birds.* Houghton Mifflin, Boston.

Peterson, A.T., D.R.B. Stockwell y D.A. Kluza. 2002. Distributional prediction based on ecological niche modeling of primary occurrence data, en J.M. Scott, P.J. Heglund y M.L. Morrison (eds.), *Predicting species occurrences: Issues of scale and accuracy.* Island Press, Washington, D.C., pp. 617-623.

Peterson, A.T., V. Sánchez-Cordero, E. Martínez-Meyer y A.G. Navarro-Sigüenza. 2006. Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with landcover information. *Ecological Modelling* **195**:229-236.

Pimm, S., y P. Raven. 2000. Extinction by numbers. *Nature* **403**: 843-845.

Possingham, H.P., S.J. Andelman, M.A. Burgman, R. Medellín, L.L. Master *et al.* 2002. Limits to the use of threatened species list. *Trends in Ecology and Evolution* **17**:503-507.

Quintero, I., y T. Roslin. 2005. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in Central Amazonia. *Ecology Letters* **86**:3303-3315.

Rabb, G.B. 1955. A new salamander of the genus *Parvimolge* from Mexico. *Breviora* **42**:1-9.

Rabb, G.B. 1965. A new salamander of the genus *Chiropterotriton* (Caudata: Plethodontidae) from Mexico. *Breviora* **235**:1-8.

Raup, D. 1991. *Extinction. Bad genes or bad luck?* Norton, Nueva York.

Raxworthy, C., y R.A. Nussbaum. 2000. Extinction and extinction vulnerability of amphibians and reptiles in Madagascar. *Amphibian and Reptile Conservation* **2**:15-23.

Rea, A.M. 2000. Orden Falconiformes. Cóndor californiano, en G. Ceballos y L. Márquez-Valdelamar (coords.), *Las aves de México en peligro de extinción*. Conabio-Instituto de Ecología, UNAM-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 100-105.

Reed, J.M., L.S. Mills, J.B. Dunning, J.E.S. Menges, K.S. McKelvey *et al.* 2002. Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology* **16**:7-19.

Robbins, P. 2003. *Stolen fruit: The tropical commodities disaster.* Zed Books, Londres-Nueva York.

Rodríguez-Jaramillo, M.C., y D. Gendron. 1996. Report of sea otter, *Enhydra lutris,* of the coast of Isla Magdalena, Baja California Sur, Mexico. *Mar. Mamm. Sci.* **12**:153-156.

Rodríguez-Estrella, R. 2000. Tecolote enano de Socorro, en G. Ceballos y L. Márquez-Valdelamar (coords.), *Las aves de México en peligro de extinción*. Conabio-Instituto de Ecología, UNAM-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 239-240.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México.* Limusa, México.

Santos-Barrera, G., y L. Canseco-Márquez. 2004a. *Bromeliohyla dendroscarta. 2006 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en abril y mayo de 2006).

Santos-Barrera, G., y L. Canseco-Márquez. 2004b. *Charadrahyla altipotens. 2006 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en abril y mayo de 2006).

Santos-Barrera, G., y L. Canseco-Márquez. 2004c. *Charadrahyla trux. 2006 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en abril y mayo de 2006).

Santos-Barrera, G., y L. Canseco-Márquez. 2004d. *Ecnomiohyla echinata. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2006).

Santos-Barrera, G., y L. Canseco-Márquez. 2004e. *Megastomatohyla pellita. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2006).

Santos-Barrera, G., y L. Canseco-Márquez. 2004f. *Plectrohyla calvicollina. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2006).

Santos-Barrera, G., y L. Canseco-Márquez. 2004g. *Plectrohyla celata. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2006).

Santos-Barrera, G., y L. Canseco-Márquez. 2004h. *Plectrohyla hazelae. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2006).

Santos-Barrera, G., y L. Canseco-Márquez. 2004i. *Plectrohyla siopela. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2006).

Santos-Barrera, G., y L. Canseco-Márquez. 2004j. *Plectrohyla thorectes. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en mayo de 2006).

Santos-Barrera, G., y L. Canseco-Márquez. 2004k. *Craugastor guerreroensis. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2006).

Santos-Barrera, G., y G. Parra-Olea. 2004. *Craugastor polymniae. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2006).

Santos-Barrera, G., y O. Flores-Villela. 2004a. *Rana omiltemana. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2006).

Santos-Barrera, G., y O. Flores-Villela. 2004b. *Rana pueblae. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2006).

Santos-Barrera, G., L. Canseco-Márquez y J. Mendelson III. 2006. *Plectrohyla cembra. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2006).

Santos-Barrera, G., L. Canseco-Márquez y O. Flores-Villela. 2004. *Plectrohyla cyanomma. 2007 IUCN red list of threatened species,* en <*www.iucnredlist.org*> (consultado en marzo de 2006).

Schiegg, K., J.R. Walters y J.A. Priddy. 2005. Testing a spatially explicit, individual-based model of red-cockadded woodpecker population dynamics. *Ecological Applications* **15**:1495.

Semarnart. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 6 de marzo de 2002, 1-56.

Shaffer, M.L. 1983. Determining minimum viable populations size for the grizzly bear. *International Conference on Bear Research and Management* **47**:1026-1035.

Shaffer, M.L., y F.B. Samson. 1985. Population size and extinction: A note on determining critical population sizes. *The American Naturalist* **125**:144-152.

Shannon, F.A., y J.E. Werler. 1955. Notes on amphibians of the Los Tuxtlas range of Veracruz, Mexico. *Transactions of the Kansas Academy of Science* **58**:360-386.

Skutch, A.F. 1959. Red-throated caracara. The scourage of the wasp. *Animal Kingdom* **62**:8-13.

Smith, F.A., B.T. Bestelmeyer, J. Biardi y M. Strong. 1993. Anthropogenic extinction of the endemic woodrat *Neotoma bunkeri* Burt. *Biodiversity Letters* **1**:149-155.

Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* **10**:1115-1123.

Sosa, V., y T. Platas. 1998. Extinction and persistence of rare orchids in Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* **12**:451-455.

Sosa, V., A.P. Vovides y G. Castillo-Campos. 1998. Monitoring endemic plant extinction in Veracruz, Mexico. 1998. *Biodiversity and Conservation* **7**:1521-1527.

Steadman, D.W. 1995. Prehistoric extinctions of Pacific islands birds: Biodiversity meets zooarchaeology. *Science* **267**: 1123-1131.

Steadman, D.W., P.S. Martin, R.D.E. MacPhee, A.J. Jull, H. McDonald *et al.* 2005. Asynchronous extinction of late Quaternary sloths on continents and islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**:11763-11768.

Stevenson, J.O., y R.E. Griffith. 1946. Winter life of the whooping crane. *The Condor* **48**:160-178.

Stuart, S.N., J. Chanson, N.A. Cox, B. Young, A.S. Rodrigues *et al.* 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* **306**:1783-1786.

Sweifel, R.G. 1955. Ecology, distribution, and systematics of frogs on the *Rana boylii* group. *University of California Publications in Zoology* **54**:207-292.

Tanner, J.T. 1942. *The ivory-billed woodpecker.* National Audubon Society Research Report No. 1, Nueva York.

Taylor, E.H. 1940a. Two new anuran amphibians from Mexico. *Proceedings of the United States National Museum* **89**:43-47.

Taylor, E.H. 1940b. New salamanders from Mexico. *Univ. Kansas Sci. Bull.* **26**:407-439.

Taylor, E.H. 1941. A new plethodont salamander from New Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **54**:77-80.

Thompson, K., y A. Jones. 1999. Human population density and prediction of local plant extinction in Britain. *Conservation Biology* **13**:185-189.

Timm, R.M., R.M. Salazar, A. Peterson y A. Townsend. 1997. Historical distribution of the extinct tropical seal, *Monachus tropicalis* (Carnivora: Phocidae). *Conservation Biology* **11**:549-551.

Toal, K.R. III. 1994. A new species of *Hyla* (Anura: Hylidae) from the Sierra de Juárez, Oaxaca, Mexico. *Herpetologica* **50**:187-193.

Toal, K.R., y J.R. Mendelson III. 1995. A new species of *Hyla* (Anura: Hylidae) from cloud forest in Oaxaca, Mexico, with comments on the status of the *Hyla bistincta* group. *Occasional Papers, Natural History Museum University of Kansas* **174**:1-20.

Trejo, I., y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: A national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* **94**:133-142.

Valovirta, I. 1984. Rarefaction as a tool in island biogeography, en A. Solem y A.C. Van Bruggen (eds.), *World-wide snails.* Brill Archive, Leiden, pp. 224-236.

Vázquez-Domínguez, E., G. Ceballos y J. Cruzado. 2004. Extirpation of an insular subspecies by a single introduced cat: The case of the endemic deer mouse *Peromyscus guardia* on Estanque island, Mexico. *Oryx* **38**:347-350.

Velázquez, A., J.F. Mas, J.R. Díaz-Gallegos, R. Mayorga-Saucedo, P.C. Alcántara *et al.* 2002. Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta Ecológica* **62**:21-37.

Villa, R.B. 1960. Vertebrados terrestres. La isla Socorro. *Monografías del Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México* **2**:203-216.

Villa-R., J.P. Gallo y B. LeBoeuf. 1986. La foca monje *Monachus tropicalis* (Mammalia: Pinnipedia), definitivamente extinguida en México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología* **2**:573-588.

Vovides, A., y G. Medina. 1994. Relación de plantas mexicanas amenazadas de extinción, en O. Flores-Villela y P. Gerez (eds.), *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo.* CONABIO-UNAM, México.

Wake, D.B. 1987. Adaptive radiation of salamanders in Middle American cloud forests. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **74**:242-264.

Wake, D.B., y J.F. Lynch. 1976. The distribution, ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. *Science Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County* **25**:1-65.

Wake, D.B., y J.A.Campbell. 2001. An aquatic plethodontid salamander from Oaxaca, Mexico. *Herpetologica* **57**:509-514.

Walter, H.S.G., y A. Levin. 2008. Feral sheep on Socorro island: Facilitators of alien plant colonization and ecosystem decay. *Diversity and Distributions* **14**:422-431.

Webb, R.G. 1988. Frogs of the *Rana tarahumarae* group in eastern Mexico. *Occ. Pap. Mus. Texas Tech. Univ.* **121**:1-15.

Wetmore, F.A. 1965. Birds of the Republic of Panama. Part. 1. *Smithsonian Miscellaneus Collections.* **150**:1-483.

Wilbur, S. 1973. The California condor in the Pacific Northwest. *The Auk* **90**:196-198.

Woodall, H.T. 1941. A new Mexican salamander of the genus *Oedipus*. *Ocass. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan* **444**:1-4

Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* **16**:97-159.

Ximénez, F. 1722. Historia natural del Reino de Guatemala. *Soc. Geog. Hist. Guatemala. Publicaciones Especiales,* 14, título VIII. Editorial "José de Pineda Ibarra", Guatemala.

Zunino, M., y A. Zullini. 2003. *Biogeografía*. Fondo de Cultura Económica, México.

11 Estado del conocimiento de la biota

AUTORES RESPONSABLES: Jorge Llorente-Bousquets • Susana Ocegueda
REVISORES: Salvador Contreras • Fernando Chiang • Nelson Papavero

Contenido

Apéndices

Llorente-Bousquets, J., y S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 283-322.

Autores de las listas de especies

(en disco compacto anexo a este capítulo )

COORDINACIÓN: Susana Ocegueda, Jorge Llorente-Bousquets

[1]Pedro Acevedo, [1]Roxana Acosta Gutiérrez, [1]Lorena Alamilla, [1]Othón Alcántara Ayala, [1]Dalila Aldana Aranda, [2]Miguel Ángel Alonso-Zarazaga, [1]Leonardo Alvarado, [3]Fernando Álvarez Noguera, [2]Trond Andersen, [3]Salvador Arias, [3]Joaquín Arroyo Cabrales, [2]James S. Ashe†, [2]Horst Aspöck, [2]Ulrike Aspöck, [1,2]Ricardo Ayala, [1]Martha L. Baena, [2]Manuel A. Balcázar Lara, [1,2]Ludivina Barrientos-Lozano, [2]Richard W. Baumann, [2]Carlos R. Beutelspacher Baigts, [2]Jason E. Bond, [2]Harry Brailovsky, [2]Joaquín Bueno Soria, [2]Julián Bueno-Villegas, [2]Armando Burgos-Solorio, [2]George W. Byers, [3]María G. Campos-Ríos, [1,2]Eliana M. Cancello, [3]Luis Canseco Márquez, [4]Eleazar Carranza, [2]Gabriela Castaño-Meneses, [2]Iván Castellanos, [3]Elena Castelo, [3]Javier Castrejón, [1]José Manuel Castro Lara, [2]Michel S. Caterino, [2]Alejandra Ceballos, [3]Angélica Cervantes, [1]Luis Cervantes, [2]Donald S. Chandler, [2]John A. Chemsak, [2]Martin L. Christoffersen, [1]Joaquín Cifuentes Blanco, [2]Jorge Ciros-Pérez, [1,2]María Cristina Claps, [2]James C. Cokendolpher, [2]Atilano Contreras-Ramos, [2]María del Carmen Coscarón, [2]Sixto Coscarón, [2]Perla I. Cuevas, [2]Donald R. Davies, [3]Patricia Dávila Aranda, [2]Pablo M. Dellapé, [2]Waltécio de Oliveira Almeida, [4]Ricardo de Santiago, [3]Claudio Delgadillo, [3]Cuauhtémoc Deloya, [1,2]Norma B. Díaz, [4]Nelly Diego Pérez, [2]Manuel Elías-Gutiérrez, [2]Armando Equihua Martínez, [2]Elva Escobar Briones, [1,3]Adolfo Espejo, [1,3]David Espinosa Organista, [4]Héctor Espinosa Pérez, [1]Daniel Estrada, [1]Esteban Fernando Félix-Pico, [2]Hugo Eduardo Fierros-López, [2]Scott J. Fitzgerald, [2]Gustavo E. Flores, [4]César Flores Coto, [4]María Hilda Flores Olvera, [3]Óscar Flores Villela, [2]Donatella Foddai, [1]Rosa María Fonseca, [4]Rogelio Fragoso, [1]Oscar F. Francke, [4]Patricia Fuentes Mata, [4]René Funes Rodríguez, [2]David G. Furth, [2]Víctor N. Fursov, [1,2]Fabiana E. Gallardo, [4]Francisco Gama Rojas, [1,2]Alfonso Neri García Aldrete, [2]Humberto García-Velazco, [2]Rebeca Gasca, [2]Adriana Gaytán Caballero, [2]Raúl F. Gío-Argáez, [2]José Luis Godínez, [3]Patricia Gómez López, [3]Maricela Gómez-Sánchez, [4]Beatriz González, [1]Jorge M. González, [1]Socorro González, [3]Alejandro González-Hernández, [1,2]Enrique González Soriano, [1]Luz María González-Villarreal, [3]Alejandro Gordillo, [2]Terry L. Griswold, [4]Martha Gual Díaz, [1,3]Ulises Guzmán, [1]Gonzalo Halffter, [2]Michel E. Hendrickx, [1]Patricia Hernández Ledesma, [2,3]Vicente Hernández-Ortiz, [2]Ana Hoffman†, [2]Herón Huerta Jiménez, [4]Leticia Huidobro Campos, [2,3]Sergio Ibáñez-Bernal, [4]Guillermo Ibarra Manríquez, [1]Guillermo Ibarra Núñez, [2]Ricardo Iglesias, [1,3]María Luisa Jiménez, [3]Jaime Jiménez Ramírez, [2]Roberto M. Johansen, [1]Verónica Juárez, [2]Boris Kondratieff, [2]Peter W. Kovarik, [2]Adriano B. Kury, [4]Alfredo Laguarda Figueras, [1]Jorge Leonel León-Cortés, [3]Rafael Lira Saade, [2,3]Jorge Llorente-Bousquets, [2]Mercedes Guadalupe López-Campos, [1,3]Ana Rosa López Ferrari, [2]Estela C. Lopretto, [4]Francisco Lorea, [2]Wilson R. Lourenço, [2]Carlos R. Lugo-Ortiz, [2,3]Armando Luis-Martínez, [2]Juan F. Luna Salas, [1]Isolda Luna Vega, [2]María Luisa Machaín-Castillo, [2]Alejandro M. Maeda-Martínez, [1]Mahinda Martínez, [2]Carmen Martínez-Campos, [3]Martha Martínez Gordillo, [2]W. Patrick McCafferty, [2]Blanca E. Mejía-Recamier, [3]María Teresa Mejía Saulés, [2]Isidro Méndez Larios, [2]Adrián Mendoza Ramírez, [2]John T. Mickel, [2]Douglas R. Miller, [2]Jaqueline Y. Miller, [2,5]Alessandro Minelli, [2,3]Leticia Miranda Martín del Campo, [2]Edward L. Mockford, [2]Aurea Mojica Guzmán, [1]Juan Carlos Montero Castro, [3]Carlos Morín, [3]Miguel Ángel Morón, [2]Juan José Morrone, [2,5]Tomás Munilla León, [4]Raúl Muñiz Vélez†, [2]Gopal Murugan, [1,2]Timothy G. Myles, [1,3]José Luis Navarrete-Heredia, [3]Adolfo Navarro, [2]Alfred F. Newton, [3]Irma Gisela Nieto Castañeda, [1,2]Felipe A. Noguera, [2]Rodolfo Novelo Gutiérrez, [2]Hortensia Obregón-Barboza, [2]Lois B. O'Brien, [3]Adelaida Ocampo, [4]Magdalena Ordóñez Reséndiz, [2]Martha Ortega, [2]Manuel Ortiz, [3]Juan Javier Ortiz Díaz, [2]John D. Oswald, [2]José G. Palacios-Vargas, [3]José Luis Panero, [2]Nelson Papavero, [2]Steward B. Peck, [2]Norman D. Penny, [4]Susana Peralta, [2]Luis Alberto Pereira, [1]Jorge Pérez de la Rosa, [1]Fabiana Pezzani, [2]Hugo E. Ponce Ulloa, [2]Martín A. Prieto-Salazar, [2]Georgina A. Quiroz-Rocha, [3]Yocupitzia Ramírez, [3]José Ramírez Pulido, [3]Angélica Ramírez Roa, [2]Joseph Razowski, [2]Janet W. Reid, [3]Pedro Reyes-Castillo, [3]Olga Ricalde, [1]Lourdes Rico Arce, [2]Daniel Roccatagliata, [3]Isela Rodríguez Arévalo, [1]Aarón Rodríguez, [2]Jesús Romero Nápoles, [2]Arnold Ross, [2]Gustavo C. Rossi, [2]Seiroku Sakai†, [2]José Salgado-Barragán, [3]Guillermo Salgado Maldonado, [2]Silvia Santiago-Fragoso, [2,5]Ulf Scheller, [2]Petra Sierwald, [2]Marcelo Silva-Briano, [4]Sarma Singaraju, [2]W. David Sissom, [2]Paul E. Skelley, [2]James A. Slater, [2]Alan R. Smith, [4]Francisco Solís Marín, [3]Vivianne Solís-Weiss, [2]Leila Souza-Kury, [2]Paul J. Spangler, [2]Trisha Spears, [2]Martin Spies, [3]Victor Steinmann, [2]Daniel Strickman, [2]Eduardo Suárez-Morales, [2]Claudia Szumik, [3]Oswaldo Téllez, [2]Margaret K. Thayer, [1,2]Donald B. Thomas, [3]Jesús Valdés-Reyna, [3]Susana Valencia, [1]Georgina Vargas Amado, [2,3]Isabel Vargas Fernández, [2]Miguel Vásquez Bolaños, [1,2]Ignacio Vázquez Rojas, [3]José Luis Villalobos Hiriart, [3]José Luis Villaseñor Ríos, [2]Andrew D. Warren, [1,2]Ignacio Winfield, [2]Douglas Yanega, [2]Paulo S. Young, [4]Sergio Zamudio, [2]Santiago Zaragoza Caballero, [1]Silvia Zumaya Mendoza.

[1] Revisión y actualización de lista preliminar.
[2] Autor de lista publicada anteriormente.
[3] Autor de proyecto apoyado por la Conabio.
[4] Elaboración de lista para este disco compacto.
[5] Confirmación de datos.

Resumen

Se presenta una síntesis numérica de la biota mexicana, con base en una lista anexa en disco compacto (CD 1) que hasta el momento[1] acumula 81 540 taxones, de los cuales 75 043 son especies y 6 447 taxones por debajo del nivel de especie (subespecies, variedades o formas) cuyos nombres son correctos o válidos,[2] además de 253 taxones no descritos. De este total, 68 249 especies se analizaron gráficamente, por contar con la fecha de publicación. Solo una parte de estas fueron consideradas para el cálculo de la riqueza de especies por estado, debido a que se trata de taxones nuevos para la ciencia que aún no han sido nombrados formalmente. A partir de la base de datos anexa a este capítulo (CD 1) se tiene lo siguiente: 45% de los nombres están asociados a un estado o región; 20% de los nombres válidos tienen sinónimos; 58% de los taxones cuentan con los datos de la publicación donde fueron descritos; 10% de los taxones tienen nombres comunes; 3 563 nombres están relacionados con alguna categoría de riesgo, ya sea en la NOM-059-SEMARNAT-2001, en la CITES o por la IUCN, y solo 57 taxones tienen asignado un uso. La información que se integra proviene de numerosos autores y fuentes, y se encuentra en continua actualización y depuración. En la mayoría de los casos, las cifras aquí citadas para la flora y fauna mexicanas están respaldadas por una lista de nombres revisada y validada por especialistas. También se consideró la bibliografía reciente. Se llevaron a cabo algunas comparaciones con otras biotas del mundo.

[1] En el CD se integró la información recibida hasta noviembre de 2008. Como parte del trabajo de la CONABIO se continuará incrementando y actualizando la base dedatos.

[2] Nombre correcto (botánica) o nombre válido (zoología). Estos nombres no están bajo sinonimia.

11.1 Introducción

El mundo vivo se puede organizar o clasificar en cinco reinos, de acuerdo con el esquema propuesto por Margulis y Schwartz (1985). Aunque existen otras propuestas y consideraciones, este sigue siendo el arreglo más ampliamente usado (Fig. 11.1): Bacteria (bacterias y algas verdeazules, organismos unicelulares no nucleados); Protoctista (organismos unicelulares nucleados, algunos capaces de producir su propio alimento por medio de fotosíntesis, mediante pigmentos diferentes a la clorofila); Fungi (organismos pluricelulares que toman su alimento de la materia orgánica en descomposición); Plantae (organismos pluricelulares que producen su alimento mediante fotosíntesis con intervención de clorofila, poseen tejidos y órganos bien diferenciados y sus células tienen paredes de celulosa), y Animalia (organismos pluricelulares que digieren y metabolizan a otros seres vivos).

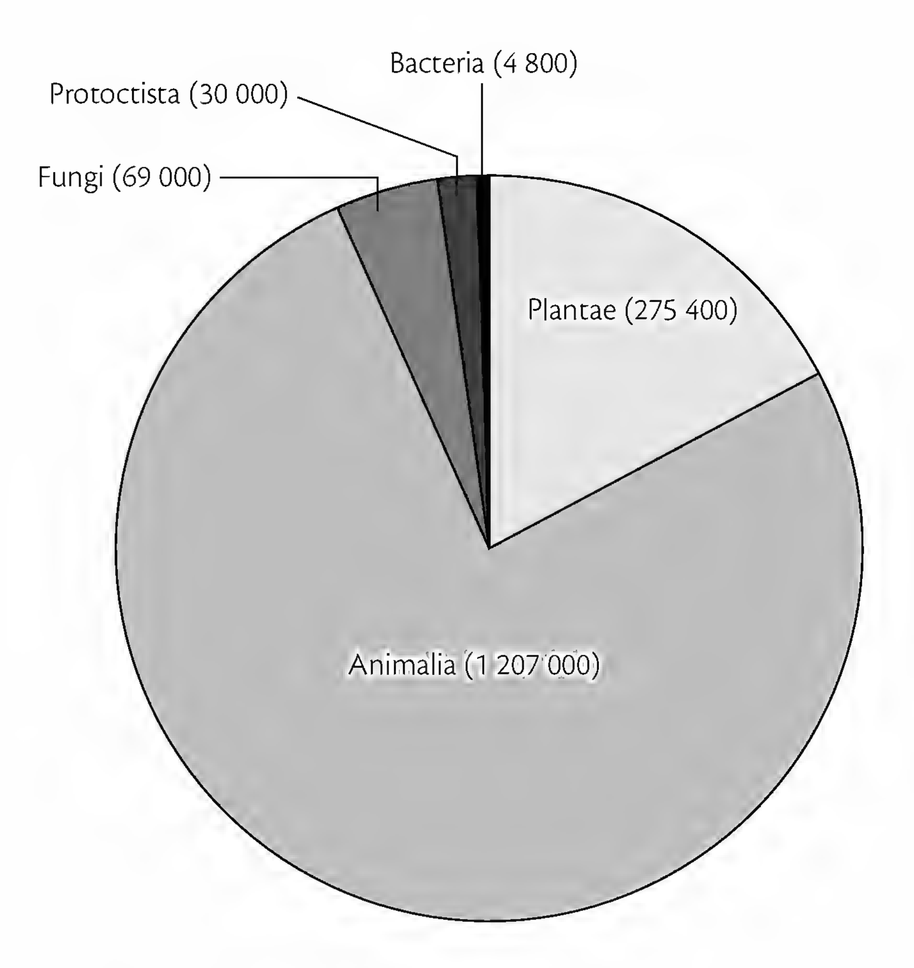


Figura 11.1 Especies de los cinco reinos conocidas en el mundo.

Una disciplina de la biología, la sistemática, se encarga de reconocer y organizar la diversidad del mundo vivo en grupos naturales (conocidos como taxones monofiléticos) que están relacionados por su historia evolutiva o filogenia, en especial por su genealogía. Así, un grupo monofilético está constituido por un conjunto de especies que comparten los mismos ancestros; han evolucionado del mismo linaje y, a menudo, en el mismo escenario geográfico; representa al conjunto completo de especies derivado de un ancestro común. Cada grupo monofilético se reconoce por ciertos caracteres especiales (novedades evolutivas) que, se presume, aparecieron durante la evolución de una especie y ésta a su vez los heredó a todos sus descendientes que también pueden evolucionar hacia especies distintas (y reconocerse por caracteres únicos) (Hennig 1968; Llorente 1991, 1994). Así, el grupo de los mamíferos tiene caracteres que los sus-

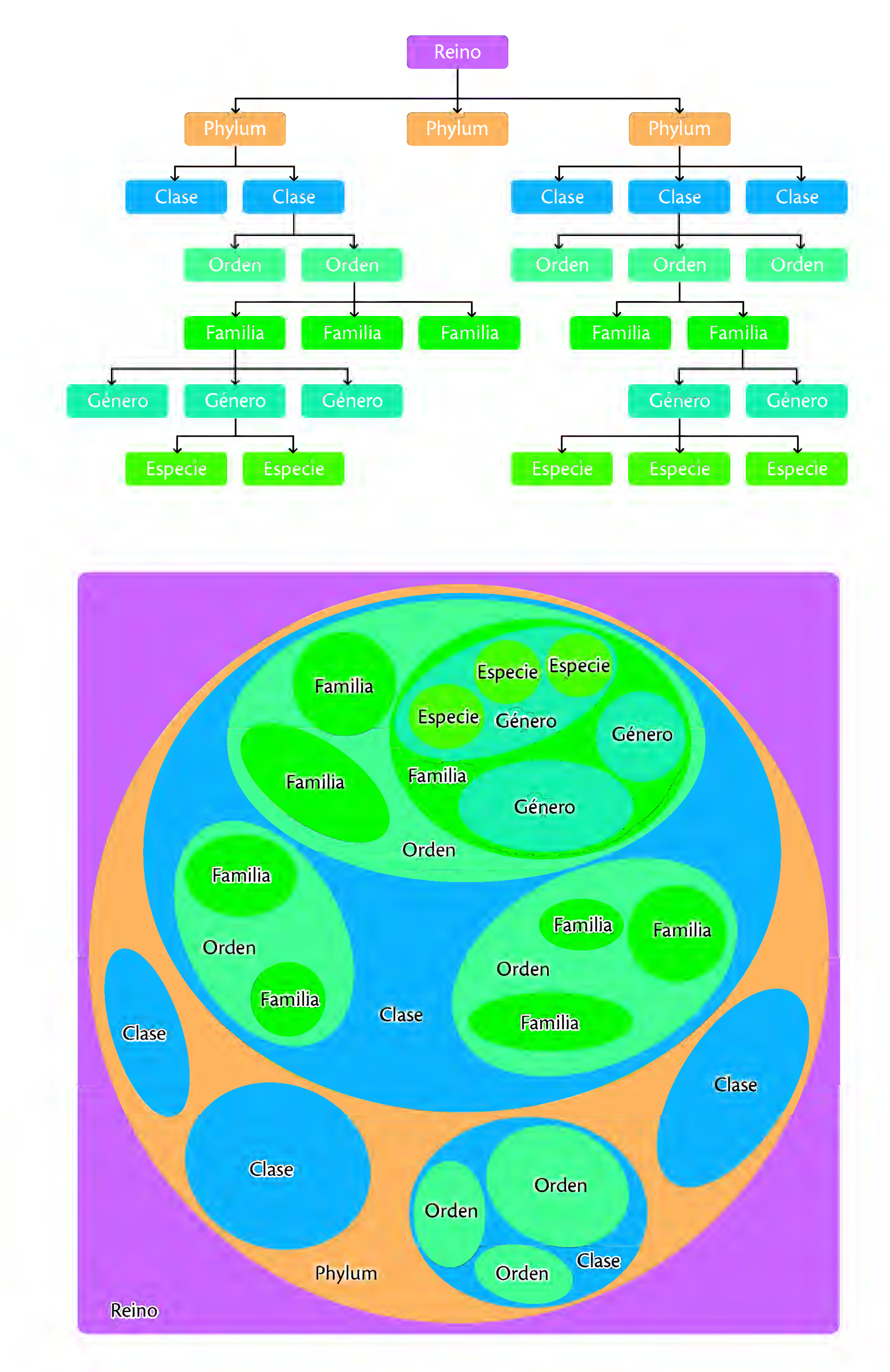


Figura 11.2 Clasificación biológica. Los organismos se agrupan en categorías taxonómicas dentro de un arreglo jerárquico con niveles inclusivos.

tentan, como grupo natural, las glándulas mamarias y el pelo, dos rasgos que poseía una única especie ancestral de mamífero y que heredó a su vez a todos los mamíferos actuales. En los cinco reinos existen taxones que se agrupan sucesivamente en otros más incluyentes, formando así una estructura jerárquica. Cada nivel jerárquico permite asignar a cada taxón una categoría. La categoría taxonómica mayor en cualquier reino es el *phylum* (en el caso de animales) o la división (en el caso de plantas); estos a su vez agrupan diferentes clases, cada clase agrupa órdenes, que están constituidos por familias, y estas a su vez por géneros; finalmente los géneros incluyen las especies (Fig. 11.2), que son la unidad básica de clasificación del mundo vivo y pueden comprender categorías

taxonómicas inferiores que con frecuencia se considera que están en proceso de evolución (subespecies, variedades o formas, entre las más usadas). En cada nivel jerárquico puede haber sub o supraniveles en los que se utilizan prefijos (super, sub, infra, etc.) u otras categorías, *v. gr.* cohorte, tribu, sección, etcétera.

Cada uno de los grupos en que se organiza el mundo vivo recibe un nombre latinizado cuando se descubre, se describe y se publica formalmente. Tal nombre se rige por reglas de nomenclatura internacionales, de manera que estos nombres son la referencia científica universal de las entidades biológicas; aun así pueden existir uno o más nombres (sinonimias): basónimos, homónimos o sinónimos, que se refieren al mismo taxón. Un sistema de nombres destinados a la comunicación científica debe ser preciso, y para ello es necesario regular la aplicación de esos nombres. Uno de los principales objetivos de los códigos de nomenclatura es que cada taxón reciba un nombre único, distinto, estable y universal. Los problemas generados por los progresos de la misma taxonomía son, en general, inevitables. No obstante, hay toda una serie de problemas que pueden evitarse o minimizarse con la adopción de reglas que regulen la elección y el uso de nombres (Bernardi 1999).

Cuando garantizamos que cada taxón puede tener un nombre único (sinónimo más antiguo utilizable), con confianza podemos asignar información biológica correspondiente y efectuar comparaciones por grupos, espacios geográficos, condiciones ecológicas y distribución, así como herencia de los caracteres o propiedades biológicas.

La especie es definida como un conjunto de poblaciones de individuos que comparten la misma historia evolutiva, esto es, descienden de las mismas poblaciones ancestrales. Compartir la misma historia implica compartir genes, conformar comunidades reproductivas sincrónicas y otros aspectos biológicos.

El inventario de la flora y la fauna mexicanas es una tarea en proceso. Hay grupos de los cuales no se conoce siquiera la décima parte de sus especies, mientras otros, mejor estudiados, tienen un inventario cercano a 100%, como sucede con las aves o los mamíferos. El caso mexicano representa una complejidad mayor si consideramos que contiene la quinta flora más grande del mundo, que su riqueza de reptiles solo es superada por la australiana y que ocupa el tercer lugar en mamíferos en el orbe (cuadro 11.1). Para hacer estimaciones más confiables acerca de las dimensiones de la biota mexicana, la recopilación organizada de los nombres científicos en un diccionario o catálogo taxonómico es una tarea imprescindible a la vez que impostergable.

Este capítulo constituye una síntesis de la información nomenclatural de los seres vivos que habitan en México. Asimismo se presenta una visión numérica de la riqueza de la biota mexicana con algunos aspectos de distribución estatal. Los datos que aquí se presentan son el producto del estudio detallado, la compilación, la depuración y la actualización de las listas de nombres científicos que numerosas generaciones de especialistas, nacionales y extranjeros, han realizado en las últimas décadas en la producción del conocimiento de los grupos taxonómicos de su especialidad.

En este capítulo se recopiló la información de nombres científicos para hongos, algas, musgos y hepáticas (briofitas), plantas con conos (gimnospermas), plantas con flores (angiospermas) y animales invertebrados y vertebrados. Se presentan cifras de diversas fuentes, como publicaciones recientes, catálogos de autoridades taxonómicas y actualizaciones (*ad hoc*) en la nomenclatura que han realizado los propios taxónomos especialistas de cada grupo.

Debido a la extensión de la información, no es posible incluir aquí las listas con los nombres científicos de las especies mexicanas; por ello este capítulo incluye un disco compacto (CD 1) donde se puede consultar esta información con mayor detalle; aquí solo se presentan los datos de manera sintética o comparativa.

Este capítulo pretende ser una referencia primaria (temporal, desde luego), con la finalidad de responder las principales preguntas acerca de la delimitación correcta de los organismos integrados en taxones (nombre científico actualmente en práctica), su distribución estatal, algunos usos, endemismo y en varios casos su grado de amenaza biológica. La circunscripción correcta de los organismos debe ser la base para poder abordar análisis de diversa índole. La tarea del conocimiento e inventario de nuestras especies aún está incompleta, pues existen numerosos grupos poco estudiados. Sin embargo, la lista y las cifras que aquí se presentan han modificado algunos tratamientos previos, pero deben considerarse preliminares ya que paulatinamente se irán aumentando y depurando con la colaboración de otros expertos.

A lo largo de más de 3 500 millones de años de evolución, cada uno de los cinco reinos y sus distintos grupos han evolucionado de forma diferenciada. En general se considera a los artrópodos (*v. gr.* arácnidos, crustáceos, miriápodos e insectos) el grupo más diferenciado y diversificado por excelencia. Algunos patrones que se han

Cuadro 11.1 Posición de México respecto a otros países megadiversos

Continente	País	Superficie[a] (km²)	Plantas vasculares	Mamíferos	Aves	Reptiles	Anfibios
América	México	1 972 544	23 424[b]	535[c,d]	1 107[f]	804[e]	361[e]
	Perú	1 285 210	17 144[g]	441[g]	1 781[g]	298[a]	420[h]
	Brasil	8 511 965	56 215[g]	578[g]	1 712[g]	630[i]	779[h]
	Colombia	1 141 748	48 000	456[a]	1 815[a]	520[i]	634[h]
	Ecuador	283 561	21 000	271[a]	1 559[a]	374[a]	462[h]
	Venezuela	912 050	21 073[g]	353[g]	1 392[g]	293[a]	315[h]
África	Congo	2 344 000	6 000[g]	166[g]	597[g]	268[a]	216[h]
	Madagascar	587 045	9 505[g]	165[g]	262[g]	300[a]	234[h]
Asia	Indonesia	1 916 600	29 375[g]	667[g]	1 604[g]	511[i]	300[h]
	China	9 561 000	32 200[g]	502[g]	1 221[g]	387[a]	334[h]
Oceanía	Australia	7 686 810	15 638[g]	376[g]	851[g]	880[i]	224[h]

Fuentes: [a] Mittermeier *et al.* 1997. [b] Villaseñor 2004. [c] Ceballos y Oliva 2005. [d] Ramírez-Pulido *et al.* 2008. [e] Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004. [f] Navarro y Gordillo 2006. [g] WRI (World Resources Institute) 2004. [h] AmphibiaWeb 2007. [i] Uetz 2002.

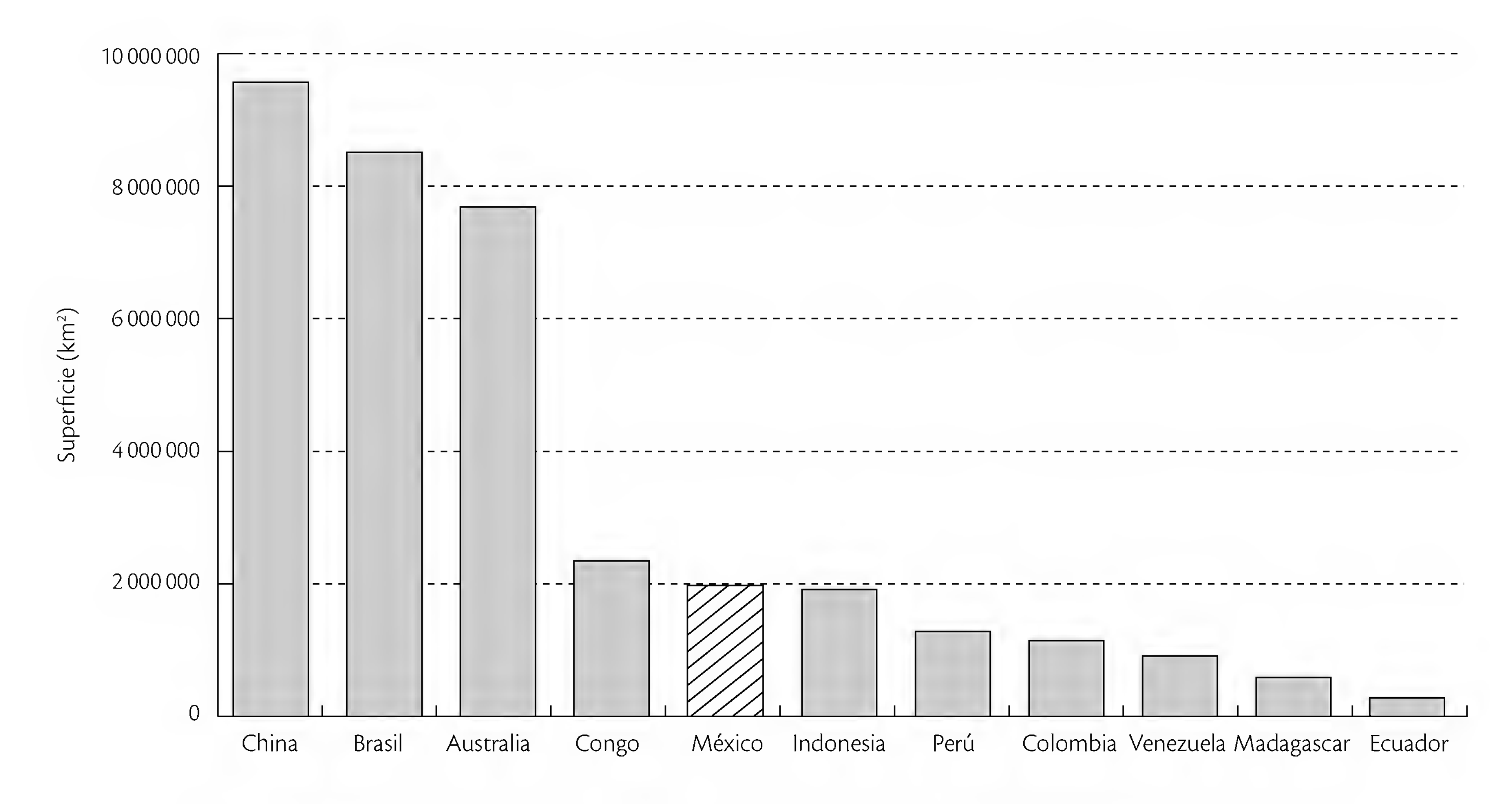


Figura 11.3 Superficie comparativa de los países megadiversos (véanse datos en el cuadro 11.1).

reconocido consideran que el tamaño de los organismos está relacionado con el número de especies esperadas; por ejemplo, los vertebrados, en general, tienen menos especies que los insectos; salvo algunos casos, esta es una regla universal.

Existen diferentes datos acerca del total de especies mundiales; así por ejemplo, el *Libro rojo* de la Unión Mundial para la Naturaleza (UICN 2004) menciona que hasta 2004 se habían descrito un total de 1 545 594 especies. Otros autores reconocen que, hasta nuestros días, en el mundo se han descrito y nombrado un poco menos de 1 800 000 especies de seres vivos (Bisby 1995). La estimación de lo que aún falta por descubrir es muy variada, pues también existen cálculos del número total de especies esperadas en el mundo que van de 3 millones a incluso más de 10 millones (Margulis y Schwartz 1985; Stork

1988; Hammond 1992). Respecto al número total de especies para algunos taxones, hay diversas estimaciones y variados métodos de cálculo. Llorente Bousquets *et al.* (1996a) mencionan tres grupos distintos de consideraciones: un grupo de métodos realiza una extrapolación a partir de muestras basadas en áreas o taxones bien conocidos, como aves y mamíferos (Raven 1985). Así se establece la relación entre especies tropicales, por ejemplo, con especies de áreas templadas, y se estima que existen dos especies de insectos por cada una que se conoce de un área templada. Otro grupo realiza extrapolaciones a partir de faunas y regiones conocidas, y algunos cálculos están basados en la proporción de un taxón respecto a otro para una región bien conocida (Coleoptera, Erwin 1982); por ejemplo, se han calculado proporciones de 1:6 plantas respecto a hongos en el norte de Europa basadas en este método (Hawksworth 1991). Por último, está el punto de vista de taxónomos con experiencia en un determinado taxón; así, Rzedowski (1991b) calcula la flora de México cercana a 22 800 especies, con base en la proporción de especies por género de la familia Asteraceae. Nosotros nos circunscribiremos en lo posible a taxones conocidos y cifras sobre ello.

Diversas estimaciones apoyan que, para la mayoría de los taxones, México posee de 10 a 12% de las especies del mundo. De acuerdo con este cálculo, la cifra de especies esperadas para México estaría entre 180 000 y 216 000 del total mundial (1.8 millones) hasta ahora descritas. Sin embargo, completar el inventario de la riqueza de especies de México es tarea difícil, pues se trata de uno de los países con mayor diversidad biológica del planeta, y no cuenta con expertos y colecciones suficientes en taxones poco conocidos. Además de la elevada riqueza de especies en México, también hay varios grupos que muestran marcada exclusividad, es decir, son especies endémicas o propias de nuestro territorio, a menudo con distribución bastante reducida (estenotópicas); aunado a esto existen numerosos grupos escasamente estudiados, como algunos invertebrados y hongos que muestran escasa tolerancia adaptativa a un tipo de hábitat (estenoecos).

Nuestro país está entre los llamados megadiversos, es decir, un conjunto de países cuya riqueza reunida representa entre 65 y 70% de la biodiversidad global (véanse detalles en el capítulo 1 de este volumen). La posición de México respecto a otros países megadiversos se presenta en el cuadro 11.1 y la figura 11.3.

11.2 El estado del conocimiento por grupos taxonómicos

Enseguida se presentan las características principales que distinguen a los grupos taxonómicos que aquí se incluyen, así como algunos datos que sintetizan el estado del conocimiento de ellos. Se anotan datos de diversidad en el mundo y en México, así como los datos totales en el CD 1 anexo a este volumen. Para algunos grupos también se incluyó información sobre endemismo. El orden que aquí se presenta es convencional y con fines didácticos.

11.2.1 Bacterias (Monera)

Las bacterias son organismos unicelulares, sin núcleo y con un nivel de organización muy sencillo. Son la forma de vida más antigua de la Tierra, pues sobreviven y prosperan en los ambientes más rigurosos, como manantiales, pozos de ácido, grietas de la tierra, sin luz, sin aire y en temperaturas hasta de 250 °C.

Las bacterias pueden clasificarse, atendiendo a su forma, en cocos (esféricas), bacilos (bastones rectos) y espirilos (bastones curvos) o bien, por su necesidad de aire para vivir, como aerobias, las que necesitan aire, anaerobias, las que no pueden vivir en presencia de aire y, por último, aquellas que indiferentemente pueden vivir con aire o sin él.

Estos grupos son los menos conocidos, pero no los menos diversos. Hasta la fecha se han descrito cerca de 4 800 tipos de bacterias (Grimaldi y Engel 2005), pero según Hawksworth y Kalin-Arroyo (1995) se estiman de uno a tres millones de "especies". Debe considerarse que existe una marcada diferencia entre la conceptualización de las "especies" de bacterias y el resto del mundo vivo, lo que hace que se dificulte su delimitación y nomenclatura de modo equivalente. En esta contribución se presentan 265 "especies" que corresponden a cianofíceas (bacterias).

11.2.2 Algas

Son organismos acuáticos que van desde las microscópicas unicelulares hasta las que forman grandes asociaciones creando colonias muy vistosas. Las algas realizan una de las mayores aportaciones de oxígeno al planeta; se estima que participan con cerca de 50% de la fotosíntesis global, favoreciendo las condiciones para la disminución del calentamiento global. De acuerdo con la información de la base de datos llamada Algaebase (Guiry y Guiry 2008), existen en el mundo más de 122 000 nombres de

especies y grupos por debajo del nivel de especie, de las cuales cerca de 50 000 son especies con nombres correctos. De México se conocen 1 600 especies de algas marinas, mientras que de las dulceacuícolas se conocen 1 102 (Pedroche *et al.* 1993). En esta contribución se incluyen 2 530 especies, sin incluir las cianobacterias.

11.2.3 Hongos (Fungi)

Los hongos son organismos sumamente diversificados; toman los nutrientes a través de membranas y realizan una digestión externa de sus alimentos, absorbiendo después los nutrientes; esto hace que puedan desarrollarse en una amplia variedad de sustratos (Guzmán 1995). Se les divide tradicionalmente en: macromicetos, micromicetos y mixomicetos. El grupo mejor estudiado es el de los macromicetos. Se han descrito cerca de 70 000 especies de hongos en el mundo (Volk 2001; Grimaldi y Engel 2005), y se cree que esto representa cerca de 5% del número total de hongos que existen en la naturaleza, lo que daría 1.4 millones (Volk 2001), pero otros autores calculan de 1.5 a más de 2.5 millones de "especies" (Hawksworth y Kalin-Arroyo 1995). Para México, Guzmán (1996) estima que se conocen alrededor de 7 000 especies, de las cuales 2 200 son mohos, levaduras y especies parásitas y el resto, es decir, 4 800 son macromicetos; sin embargo, aún hay muchas especies que no han sido descritas. Algunas estimaciones consideran que por cada especie de planta existen dos de hongos que la parasitan (J. Cifuentes-Blanco, com. pers. 2007); así por ejemplo, si se tienen estimaciones de 22 000 especies de plantas vasculares, se esperarían 44 000 de hongos: en la lista anexa se citan solo 2 276 especies.

11.2.4 Musgos y hepáticas (Bryophyta)

Las briofitas son el segundo grupo más importante de plantas verdes. Por lo general son pequeñas y habitan en ambientes muy variados, pero requieren un medio temporalmente saturado de agua para completar su ciclo de vida (Delgadillo 2003a). Por tradición se les divide en tres grandes grupos: antocerotes, hepáticas y musgos. Según los datos de la UICN (2004), se tienen en el mundo 5 000 especies descritas de musgos. Este grupo taxonómico ha sido ampliamente estudiado por Delgadillo (1998, 2000, 2003a, 2003b), quien reconoce 982 especies de musgos y

Cuadro 11.2 Diversidad de bacterias, protoctistas, hongos, briofitas y algas en el mundo y en México

	Especies descritas en el mundo	Especies estimadas en el mundo	Especies descritas de México	Especies estimadas de México	Especies incluidas en esta obra	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra
Bacterias	4 800[a]	1 000 000-3 000 000[b]			265	6
Protoctistas	30 000[a]	30 000	1 014[c]	1 014	21	
Hongos*	69 000[a]-70 000[d]	1 500 000-2 500 000[b]	7 000[e]	12 000[d]	2 276	103
Mohos, levaduras y especies parásitas			2 200[e]			
Macromicetos			4 800[e]			
Briofitas	19 400-19 900	20 000[f]	1 482		1 487[h]	161[g]
Bryopsida	12 800[f]		982[g]	1 200	1 225	155
Hepaticopsida	6 500-7 000[f]		500[g]	800	258	6
Anthocerotopsida	100[f]				4	
Algas	27 000[a]	27 000	2 702[i]	2 702	2 530[j,k]	159[j,k]
Marinas			1 600[i]			
Dulceacuícolas			1 102[i]			
Total	**150 200-152 200**	**2 577 000-5 577 000**	**12 198**	**17 716**	**6 579**	**429**

Nota: las celdas en blanco representan valores indeterminados.

Fuentes: [a] Grimaldi y Engel 2005. [b] Hawksworth y Kalin-Arroyo 1995. [c] López-Ochoterena 1993. [d] Volk 2001. [e] Guzmán 1996. [f] Delgadillo 2003a. [g] Delgadillo com. pers. (existen cerca de 103 especies endémicas de musgos). [h] Delgadillo 2003b. [i] Pedroche *et al.*1993. [j] Ortega *et al.* 2001. [k] SNIB-Conabio 2007.

* Estos datos fueron actualizados por J. Cifuentes (com. pers.).

cerca de 500 de hepáticas. Del primer grupo, 106 especies, esto es, 10.8%, son endémicas de nuestro país (C. Delgadillo, com. pers. 2004). En la base de datos anexa se tienen 1 487 especies de briofitas. El cuadro 11.2 resume los datos inventariados para bacterias, algas, hongos y briofitas.

11.2.5 Plantas vasculares

Según datos de la UICN (2004), en el mundo se cuenta con 13 025 especies de helechos, 980 de gimnospermas, 199 350 de dicotiledóneas y 59 300 de monocotiledóneas. Con respecto a México se han hecho diversas estimaciones acerca de la riqueza florística, que oscilan entre 22 000 (Rzedowski 1991b) y 31 000 especies (Rzedowski 1991a, 1991b; Toledo 1993; Villaseñor 2003, 2004).

La flora de México es una de las más variadas y complejas del planeta. Su estudio tiene sus antecedentes en algunas exploraciones botánicas; destacan las colecciones de Faustino Miranda, Efraím Hernández X., Eizi Matuda, Arturo Gómez Pompa, Ramón Riba y Jerzy Rzedowski, entre otros (Dávila y Germán 1991). A partir de este material se consolidaron los principales herbarios nacionales, así como las primeras floras regionales del país (capítulo 1). Destacan los trabajos de Shreve (1951), *Flora de Sonora*; Wiggins (1980), *Flora de Baja California*; el tratado sobre los *Árboles y arbustos de México* de Standley (1920-1926), la *Flora fanerogámica del Valle de México* de Rzedowski y Calderón (2001) y otras compilaciones como la *Flora Novo-Galiciana* (McVaugh 1987), la *Flora de Veracruz* (Sosa 1978-2008), la *Flora del Bajío* (Calderón y Rzedowski 2003), la *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* (IB-UNAM 1993-2008), así como diversas flórulas y listas florísticas estatales o locales, entre las que destaca la serie *Listados florísticos de México*, donde se han publicado los de Chiapas (Breedlove 1986) y Coahuila (Villarreal-Quintanilla 2001), además de las contribuciones de un amplio grupo de botánicos mexicanos y extranjeros que han estudiado la flora de México, un resumen de los estudios botánicos en México se presenta en el cuadro 11.3.

Sin embargo, algunos grupos son muy complejos taxonómicamente y esto hace que en ocasiones se sobreestime el número total de especies válidas, considerando el problema de las sinonimias. Algunos autores evalúan que existe un promedio de 10 sinónimos por cada nombre "correcto". En un ejercicio a partir de los nombres publicados en una obra antigua sobre cactáceas de Backeberg (1966), Meyrán reconoce 87% de sinónimos, mientras que solamente 12% de los nombres son los correctos (Meyrán, J., en Guzmán *et al.* 2003).

Villaseñor (2004) calculó un total de 23 424 especies de plantas vasculares (helechos y plantas afines, plantas con conos y plantas con flores). El cuadro 11.4 resume los datos registrados para estos grupos y aquellos que se compilaron recientemente en esta síntesis. En el caso de las plantas con flores, México ocupa el quinto lugar mundial en riqueza de especies (y el sexto en número de endemismos), ya que cerca de 40% de la flora vascular es propia o endémica del territorio mexicano (Rzedowski 1991a, b; Toledo 1993; Villaseñor 2003, 2004). En cuanto a las plantas con alguna propiedad medicinal, se considera que cerca de 4 000 especies tienen atributos medicinales (aproximadamente 17% de la flora total). Este número concuerda con lo estimado por especialistas de varias regiones del mundo en la materia, quienes consideran que una de cada siete especies posee alguna propiedad curativa. Sin embargo, se calcula que en México, y en el

Cuadro 11.3 Principales estudios botánicos sobre México

Nombre de la publicación	Autor(es)
Árboles y arbustos de México	Standley 1920-1926
Flora de Sonora	Shreve 1951
Flora de Veracruz	Sosa 1978-2008
Flora de Baja California	Wiggins 1980
Flora Novo-Galiciana	McVaugh 1987
Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán	IB-UNAM 1993-2008
Flora mesoamericana	Davidse, Sousa *et al.* 1994-
Flora fanerogámica del Valle de México	Rzedowski y Calderón 1979-1990 (1ª ed.)
Flora del Bajío y regiones adyacentes	Calderón y Rzedowski 1991-

Cuadro 11.4 Diversidad de plantas vasculares en el mundo y en México

	Especies descritas [o estimadas] en el mundo	Especies descritas de México	Especies incluidas en esta obra	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra
Helechos y plantas afines (pteridofitas)	10 610[a]-13 025[b]	1 067[c]	1 067	76
Plantas con conos (gimnospermas)	773-[980][b]	150[d]	150	63
Coniferophyta			91	57
Cycadophyta			52	5
Gnetophyta			7	1
Plantas con flores (monocotiledóneas)	59 115- 59 300[b]	4 726[d]	4 669	509
Plantas con flores (dicotiledóneas)	175 896-[199 350][b]	19 065[d]	16 346	2 151
Total	**246 394-272 655**	**25 008**	**22 232**	**2 799**

Nota: las celdas en blanco representan valores indeterminados.
Fuentes: [a] Mabberley 1997. [b] UICN 2004. [c] Mickel y Smith 2004. [d] Villaseñor 2004.

resto del mundo, la validación química, farmacológica y biomédica se ha llevado a cabo sólo en 5% de estas especies (Secretaría de Salud 2001). En esta obra se tienen 22 232 especies con nombres correctos de plantas vasculares (pteridofitas, gimnospermas y angiospermas), de los cuales ~50% están incluidas en catálogos nomenclaturales (desarrollados por taxónomos expertos de grupo), algunos en proceso y cuentan con sinónimos, y el resto fueron nombres revisados a partir de la literatura por especialistas o depurados con algunos catálogos electrónicos disponibles en línea, como el *International Plant Names Index*, IPNI (2008) y W3 Trópicos (Missouri Botanical Garden 2008). El cuadro 11.4 resume los datos inventariados para plantas vasculares. Los datos más detallados para pteridofitas, angiospermas y gimnospermas se presentan en los apéndices 11.1a-d (CD 2).

11.2.6 Invertebrados

Aquí se incluyen todos los animales que no tienen columna vertebral (es un grupo que se ha conservado por tradición, pero no es natural); su cuerpo puede ser suave o presentar algunas estructuras duras que le dan soporte o protección. Pueden ser muy pequeños y en ocasiones no se perciben con facilidad y son altamente adaptables a gran variedad de condiciones; esto les ha favorecido para evolucionar y diversificarse, y representan casi 97% de los animales. Actualmente se reconocen hasta 30 *phyla* diferentes de invertebrados. En contraste, los vertebrados se adscriben a un solo *phylum* (Burnie 2003). Según datos de la UICN (2004), se reconocen 70 000 especies de moluscos y 130 200 de otros grupos de invertebrados, sin contar crustáceos, arácnidos, insectos y otros más. Desde luego hay otras valoraciones. A pesar de ser un grupo tan diverso es de los menos conocidos, pues no existen especialistas para cubrir su estudio y los ambientes donde se desarrollan. En el cuadro 11.5 se resumen los datos de algunos grupos de invertebrados, excluyendo los artrópodos; en este trabajo se compilaron los nombres de 3 876 especies de invertebrados no artrópodos.

Artrópodos

Cuando se habla de la diversidad de México, se hace énfasis en las plantas vasculares y en los vertebrados; sin embargo, poco se habla de los invertebrados, como es el caso de los artrópodos. Entre los invertebrados, los artrópodos (del griego *arthro*, articulado y *podos*, pies o extremidades) constituyen un grupo taxonómico muy exitoso evolutivamente, con una antigüedad de al menos 540 millones de años (Llorente Bousquets *et al.* 1996a; Llorente y Hernández 2008). Debido a ello han alcanzado gran número de especies, si se les compara con otros taxones, pues están ampliamente adaptados a casi todos los hábitats y microhábitats, además de que están notablemente diversificados en miles de familias y tribus. Constituyen 85% del total de la fauna mundial y representan 65% de las especies. Las estimaciones sobre el número de especies de artrópodos en el mundo varían entre poco más de un millón (1 025 000, Hammond 1992; 1 048 000, Grimaldi y Engel 2005), que son las cifras más conservadoras, hasta cerca de 30 millones o más, solo para insectos en las estimaciones más extremas (Erwin 1982). Otros cálculos consideran que cerca de 70% de la

Cuadro 11.5 Diversidad de invertebrados no artrópodos en el mundo y en México

	Epecies en el mundo	Especies descritas de México	Epecies incluidas en esta obra*	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra*
Poríferos	5 500[a]	268[b]	268[b]	1
Calcarea			4	
Demospongiae			261	1
Hexactinellida			3	
Cnidarios	10 000[a]	318	308	2
Medusas (Hydrozoa, Scyphozoa y Cubozoa)	3 775	179[c]	179[c]	
Corales (Anthozoa)	6 225	139[d]	129	2
Platelmintos	20 000[a]	550[e]	467[e]	3
Rotíferos	1 800[a]	303	303	
Nemátodos	25 000[a]		51	1
Acantocéfalos	1 100[a]		41	
Anélidos	16 500[a]	1 193-1 393	626	
Lombrices de tierra (Oligochaeta)		93[f]	93	
Polychaeta		1 100-1 300[g]	533[h]	
Moluscos	93 195[a]	4 100[i]	1 253	21
Bivalvia			408	4
Cephalopoda			15	
Gastropoda			809	17
Polyplacophora			9	
Scaphopoda			12	
Equinodermos	7 000[a]	503[j]	542	19
Asteroidea			152	10
Crinoidea			18	2
Echinoidea			93	5
Holothuroidea			98	1
Ophiuroidea			181	1
Quetognatos	100[a]	15	15	
Placozoos		1	1	
Forónidos		1	1	
Total	**180 195**	**7 252-7 452**	**3 876**	**47**

Nota: las celdas en blanco representan valores indeterminados.

Fuentes: [a] Brusca y Brusca 2003. [b] Gómez 2003. Existen 80 especies endémicas en México. [c] Segura-Puertas *et al.* 2003. Existen 18 especies endémicas de corales en México. [d] Horta y Carricart 1993. [e] Salgado-Maldonado 2005. [f] Fragoso 2001. [g] Fernández-Alamo 1993. Se estima que existen en México cerca de 2 600 especies de poliquetos. [h] Solís 2002. [i] González 1993. [j] Buitrón y Solís 1993.

* Además, en comunicaciones personales, estos autores actualizaron información para los siguientes grupos: bivalvos y moluscos, E.F. Pico; moluscos, D. Aldana; equinodermos, F. Solís y A. Laguarda-Figueras; poríferos, P. Gómez; rotíferos, S. Singaraju.

diversidad específica mundial está representada por artrópodos (Llorente Bousquets *et al.* 1996a).

La serie *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento* (Llorente Bousquets *et al.* 1996b, 2000, 2004; Llorente Bousquets y Morrone 2002) ha reunido información de muchos especialistas mexicanos y extranjeros, y representa una obra reciente de referencia para los estudiosos de un determinado taxón; además, ha constituido un avance en la conformación de listas actualizadas y catálogos nomenclaturales, a partir de los cuales se ha incorporado información adicional de diversas fuentes. Con base en estos datos se han recibido actualizaciones de varios entomólogos especialistas, o bien se han confirmado los datos de riqueza en México para diversos grupos. Muchos de los datos aquí integrados tienen su antecedente en esa obra colectiva.

Los insectos son el grupo más diverso y evolucionado entre los artrópodos. Se caracterizan por tener tres pares de patas y en su mayoría presentan alas, aunque existen insectos no alados. Se les encuentra en casi todos los ambientes terrestres y dulceacuícolas, así como en la mayoría de los tipos de clima, por ello han tenido tantas posibilidades de dispersión y de evolución. De acuerdo con Brusca y Brusca (2003), aunque no hay una cifra exacta de cuántas especies existen y cuántas faltan por describir, estos autores estiman que debe haber de 898 000 a 948 000 especies de insectos. Unas 3 500 nuevas especies se han descrito cada año desde la publicación de *Systema Naturae* de Linneo (1753), aunque en décadas recientes este ritmo se ha incrementado a 7 000 nuevas especies por año. Se estima que las especies que faltan por describir en el mundo están dentro de un rango de dos a cinco millones, aunque hay cálculos más extremos.

Según datos de la UICN (2004), en el mundo se tienen 950 000 especies de insectos, y una cifra más reciente cita 925 000 especies de insectos descritos (Grimaldi y Engel 2005). Entre estos, los grupos de mayor diversidad son los coleópteros (grupo de los escarabajos y gorgojos), con 350 000 a 375 000 especies, los dípteros (grupo de las moscas, mosquitos y jejenes), con 151 000, los himenópteros (grupo de las avispas, hormigas y abejas), con 125 000 y los lepidópteros (grupo de las mariposas y polillas) con 120 000 (Brusca y Brusca 2003). Tales cifras son las más moderadas o conservadoras, y solo incluyen especies conocidas, esto es, descritas, denominadas y catalogadas. En esta contribución se integran 27 184 especies de insectos y 36 290 de artrópodos.

La riqueza comparativa entre grupos de insectos se resume en el cuadro 11.6 y los datos de artrópodos en general se presentan en el cuadro 11.7.

Los crustáceos son artrópodos antelados; pertenecen a este grupo los camarones, cangrejos y langostas, entre otros. Estos organismos a menudo presentan una cutícula endurecida, formada en algunos casos por carbonato de calcio que hace las funciones de esqueleto externo. Existen cerca de 67 000 especies de crustáceos descritas en el mundo (Brusca y Brusca 2003). Los datos para este grupo se presentan en el apéndice 11.1i (CD 2).

Invertebrados no artrópodos

El grupo de invertebrados no artrópodos es menos conocido, en gran parte por los ambientes donde viven estos organismos, pues muchos de ellos se encuentran en hábitats poco explorados, por ejemplo, las profundidades de los océanos o ciertos tipos de suelo, o son parásitos para los que faltan todavía muchas recolectas y estudios. Su descripción en el nivel de especie con frecuencia es más difícil por las técnicas y porque en ocasiones aún se desconocen los caracteres para las familias o los géneros. Dentro de este grupo se encuentran las esponjas (poríferos), que presentan la pared del cuerpo con muchos poros y están entre los animales invertebrados más sencillos, pues no poseen tejidos verdaderos ni órganos y carecen de sistema nervioso; los cnidarios (medusas, anémonas, corales), que se caracterizan por la presencia de estructuras adhesivas (nematocistos); los gusanos, que se clasifican por su forma o apariencia en platelmintos (planos), gusanos en forma de cinta (Nemertea), gusanos segmentados (Annelida), gusanos aterciopelados (Onychophora), gusanos saeta (Chaetognatha) y gusanos redondos (Nematoda); los moluscos, que son animales de cuerpo blando, como los pulpos, aunque algunos presentan una concha, como los caracoles; finalmente, los equinodermos, que tienen las partes del cuerpo situadas alrededor de un centro, por lo que su simetría es radial, su piel está cubierta por placas de carbonato de calcio y son de hábitats marinos, entre ellos están estrellas, pepinos, erizos y galletas de mar. Otros *phyla* menores de invertebrados son los siguientes: medusas con peine (Ctenophora), rotíferos (Rotifera), gastrotricos (Gastrotricha), quinorrincos (Kinorhyncha), ositos de agua (Tardigrada), hemicordados (Hemichordata), Priapula, Entoprocta, Gnathostomulida, Loricifera y Cycliophora.

A pesar de que existe gran cantidad de especies, faltan grupos de trabajo especializados en varios de estos taxones. Diversas instituciones, entre ellas el Instituto de

Cuadro 11.6 Riqueza comparativa de algunos grupos de insectos (en parte) en el mundo y en México

	Especies en el mundo[a]	Especies estimadas en el mundo	Especies descritas de México	Especies estimadas de México	Especies endémicas para México	Especies incluidas en esta obra*	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra*
Arqueognatos	255[a]	350	14[b]	14[b]		13[b]	
Zigentómidos	450[a]	450	36[b]	36[b]		31[b]	
Efemerópteros	2 100[a]-2 500[c]	2 500[c]	116[c]	116[c]	~30[c]	116	2
Odonatos	5 000[a]-5 600[d]	5 600[d]	330[e]	330[e]	40[e]	350	
Plecópteros	1 600[a]-1 800[f]	1 800[f]	47[g]	47[g]		47	
Isópteros	2 000[a]	2 000[a]	62[h]	110-150		62[h]	
Dermápteros	1 200[a]-2 011[i]	2 011[i]	56[i]	56[i]		51	6
Ortópteros	13 000[a]	20 000	920[j]	920[j]		854	86
Embiópteros	300[k]	300[k]	37[k]	37[k]		37	
Enicocefalomorfos	400	400	12[l]	12[l]		11	
Zorápteros	25[a]	25[a]	1[m]	1[m]		1	
Psocópteros	2 600[a]-3 800[n]	8 075[n]	646[n]	646[n]	476[n]	415	
Tisanópteros	4 100[a]-5 000[o]	5 000[o]	419[p]	600[p]	394[p]	427	9
Tricópteros	7 000[q]-7 100[a]	7 100[a]	325[q]	325[q]			
Hemípteros	85 000[a]	98 000[a]	5 609[r]	5 609[r]		859[r, s]	15[r]
Homópteros			2 780[t]	9 267[t]	~265[t]	24	
Megalópteros	300	300	13[u]	13[u]		14	
Rafidiópteros	200[u]	200	13[v]	18[v]	8	13	
Neurópteros	4 550[a]	4 550	311[w]	311[w]		307	
Mecópteros	550[w]	550	9[x]	9[x]	8	22	
Sifonápteros	2400[a]	2 400	136[y]	272[y]		137	26
Subtotal	**133 030-137 241**	**161 611**	**11 892**	**18 749-18 789**	**1 221**	**3 791**	**144**
Coleópteros	351 785	397 802	13 195	20 030	2 564	12 535	362
Dípteros	72 052	151 000[a]	2 091	3 290-30 000[z]	277	1 645	36
Lepidópteros	155 701-156 522	205 336	14 277-14 362	22 330		2 863	938
Himenópteros	197 720-197 750	223 950	6 313	6 313	323	6 350	427
Total	**910 288-915 350**	**1 139 699**	**47 768-47 853**	**70 712-97 462**	**4 385**	**27 184**	**1 907**

Nota: cuando no se contó con datos de especies estimadas, se consideró el de especies descritas. Las celdas en blanco representan valores indeterminados.

Fuentes: [a] Brusca y Brusca 2003. [b] Palacios-Vargas 2000a. [c] McCafferty y Lugo-Ortiz 1996. [d] Bridges 1993. [e] González-Soriano y Novelo 1996. [f] Baumann 1982. [g] Baumann y Kondratieff 1996. [h] Cancello y Myles 2000. [i] Sakai 2004. [j] Barrientos-Lozano 2004. [k] Szumik 2002. [l] Coscarón y Dellapé 2002. [m] Engel 2004. [n] Mockford y García-Aldrete 1996. [o] Richards y Davies 1977. [p] Johansen y Mojica-Guzmán 1996. [q] Bueno-Soria 1996. [r] Slater y Brailovsky 2000. [s] Thomas 2000. [t] O'Brien y Miller 1996. [u] Contreras-Ramos 2000. [v] Aspöck y Aspöck 1996. [w] Oswald *et al.* 2002. [x] Byers 1996. [y] Ponce-Ulloa y Llorente 1996. [z] Ibáñez-Bernal (com. pers. 2004).

*Además, en comunicación personal, estos autores actualizaron información para los siguientes grupos: sifonápteros, R. Acosta; ligeidos y hemípteros, L. Cervantes; odonatos, E. González-Soriano; ortópteros, L. Barrientos; psocópteros, A.N. García-Aldrete.

Cuadro 11.7 Riqueza comparativa de artrópodos en el mundo y en México

	Especies descritas en el mundo	Especies descritas de México	Especies estimadas de México	Especies incluidas en esta obra	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra
Grupos afines y quelicerados	2 198	78	89	78	
Grupos de arácnidos	89 680-92 909	5 579	8 825	4 982	63
Grupos de crustáceos	44 920	5 387	5 857	2 852	
Hexápodos no insectos	~8 000	598	5 048	612	4
Grupos de insectos	893 165-915 350	47 768-47 853	70 712-97 462	27 184	1 765
Grupos de miriápodos	15 200	585	588	582	3
Total	**1 053 163-1 078 577**	**59 995-60 080**	**91 119-117 869**	**36 290**	**1 835**

Fuente: los datos aquí resumidos provienen de otros cuadros.
Nota: las celdas en blanco representan valores indeterminados.

Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, cuentan con las colecciones más completas del país. Algunos de los curadores de estas colecciones contribuyeron a la generación de las listas de especies para equinodermos y esponjas.

11.2.7 Vertebrados

Son animales que poseen columna vertebral. A este grupo pertenecen los peces, anfibios (ranas, sapos, salamandras), reptiles (lagartijas, culebras, cocodrilos), aves y mamíferos. A pesar de ser muy conspicuos, los vertebrados solo constituyen 3% del reino animal, mientras que el 97% restante está representado por los invertebrados (Burnie 2003). México es reconocido por su riqueza en vertebrados, pues ocupa el segundo lugar mundial por el número de especies de reptiles, el doceavo en aves y el tercero en mamíferos. Además de la riqueza específica existen especies propias de alguna región en México; algunas de estas especies son de gran fragilidad genética o poblacional. En México se encuentra el mayor número de especies de mamíferos marinos (47).

De peces se han descrito 2 692 especies considerando dulceacuícolas, estuarinas y marinas (Espinosa *et al.* inédito); de estas, 271 especies son endémicas; se estima que la cifra para México puede aumentar a 2 729 especies (Contreras-Balderas *et al.* 2008). Existen 361 especies de anfibios (ranas, sapos y salamandras) y 804 de reptiles (lagartijas, serpientes y tortugas) con 174 y 368 especies endémicas, respectivamente (Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004).

En México existen 1 096 especies de aves descritas, de las cuales al menos 125 son endémicas, mientras que en el mundo hay poco más de 9 000 (Navarro y Gordillo 2006).

En el mundo se han descrito más de 4 000 especies de mamíferos. De acuerdo con Ramírez-Pulido y colaboradores (2005, 2008), la cifra de mamíferos terrestres presentes en México es de 488 especies, de las cuales 164 son endémicas; si se suman las 47 de mamíferos marinos tenemos 535 en total. El cuadro 11.8 resume los datos de vertebrados.

En el apéndice 11.1j (CD 2) se muestran con mayor detalle los datos recopilados para los órdenes de aves.

11.3 Incremento temporal en el conocimiento de especies de México

A partir de las listas de especies en las que se contaba con el año de descripción de los taxones, se realizaron gráficas que nos permiten observar la acumulación o ritmo en la descripción de los mismos por unidad de tiempo. Los datos se organizaron en grandes grupos de organismos y, en cuanto a unidades de tiempo, por quinquenios. Se comienza en 1753, punto de partida del sistema binomial de nomenclatura en botánica (Linneo 1753); se consideraron especies con estatus de nombres correctos o válidos, debido a que constituyen la unidad básica de clasificación.

La serie de gráficas que se presenta muestra el incremento temporal y las tendencias generales de crecimiento en la descripción de taxones para distintos grupos. Se reconocen dos patrones básicos en el conocimiento de

Cuadro 11.8 Diversidad de vertebrados en el mundo y en México

	Especies descritas en el mundo	Especies descritas de México	Especies estimadas de México	Especies endémicas de México	Especies incluidas en esta obra*	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra*
PECES	27 977[a]	2 692[b, c]	2 729[c]	271[b]	2 692	
Actinopterygii					2 482	
Appendicularia					3	
Chondrichthyes					191	
Myxini					12	
Petromyzontida					4	
ANFIBIOS	4 780[d]	361[e]	371[f]	174[e]	361[e, g]	
Anura	4 204[d]	231			231	
Caudata	411[d]	128			128	
Gymnophiona	165[d]	2			2	
REPTILES	8 238	804[e]	812[f]	368[d]	804[e, g]	
Squamata					755	
• Amphisbaenia	165[h]	3			3	
• Sauria	4 765[h]	390			390	
• Serpentes	2 978[h]	362			362	
Crocodylia	23[h]	3			3	
Testudines	307[h]	46			46	
AVES	9 721[i]	1 096[j]	1 167[j]	125	1 096[j]	37
MAMÍFEROS	4 381[l]	535[m]	600	161	535[m, n, o, p]	1 028[n, o]
Artiodactyla	220[l]	10[m]			9	36
Carnivora	271[l]	40[m]		3[m]	40	120
Cetacea	78[l]	39[m]		1[m]	39	
Chiroptera	928[l]	137[m]		15[m]	143	126
Didelphimorphia	63[l]	8[m]		1[m]	9	14
Insectivora (Erinaceomorpha y Soricomorpha)	429[l]	32[m]		19[m]	32	26
Lagomorpha	81[l]	15[m]		7[m]	14	46
Perissodactyla	17[l]	1[m]			1	
Primates	236[l]	3[m]			3	3
Rodentia	2 024[l]	235[m]		115[m]	240	652
Sirenia	5[l]	1[m]			1	
Xenanthra (Cingulata y Pilosa)	29[l]	4[m]			4	5
Total	**55 097**	**5 488**	**5 658**	**1 099**	**5 488**	**1 065**

Nota: cuando no se contó con datos de especies estimadas, se consideró el de especies descritas. Las celdas en blanco representan valores indeterminados.

Fuentes: [a] Nelson 2006. [b] Contreras-Balderas *et al.* 2008. [c] H. Espinosa com. pers. 2007. [d] AmphibiaWeb 2008. [e] Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004. [f] O. Flores-Villela (com. pers. 2006). [g] Flores-Villela 1993. [h] Uetz 2002. [i] Dickinson 2003. [j] Navarro y Gordillo 2006. [k] A. Navarro (com. pers. 2006). [l] Ginsberg 2001. [m] Ceballos y Oliva 2005 . [n] Ramírez-Pulido 1999. [o] Ramírez-Pulido *et al.* 2005. [p] Ramírez-Pulido *et al.* 2008.

* Además, en comunicación personal, estos autores actualizaron información para los siguientes grupos: anfibios y reptiles, O. Flores-Villela; peces, H. Espinosa, L. Huidobro, C. Flores-Coto, P. Fuentes-Mata y R. Funes.

las especies. Algunos grupos de vertebrados como las aves y los mamíferos muestran un tipo de patrón sigmoideo (Figs. 11.4d y e), es decir, una curva asintótica en forma de "s". Este tipo de patrón indica que se está alcanzando el valor máximo de la riqueza de especies para ese grupo particular y que la descripción de especies está tendiendo a completarse. Por su parte los peces, anfibios y reptiles (Figs. 11.4a-c) presentan un patrón en forma de "j" donde la asíntota aún no se alcanza. También los distintos grupos de insectos muestran sus curvas progresivas de descripción de especies en forma de "j", que indican que el conocimiento está en constante desarrollo y es necesario incrementar los esfuerzos de recolecta en distintas condiciones geográficas y temporales, para poder estabilizar el conocimiento descriptivo del grupo.

Varios taxones muestran pulsos o "escalones" múltiples en sus curvas de ritmo de descripción de especies, e indican periodos de auge en la exploración y descripción de ellos. En las diferentes gráficas se puede reconocer el peso de algunas obras como la *Biologia Centrali-Americana* (finales del siglo XIX y comienzos del XX), tanto para plantas como para animales. Esto se muestra como un gran salto a mitad de la gráfica y enseguida una curva que se incrementa paulatinamente en casi todos los casos.

Para los órdenes de insectos hiperdiversos como coleópteros, lepidópteros e himenópteros (Figs. 11.5a-c), se obtienen curvas donde comienza a cambiar la tendencia y, aunque no son completamente sigmoideos, su punto de inflexión o de cambio se alcanza más rápidamente que, por ejemplo, para dípteros, que es otro orden hiperdiverso (Fig. 11.5d). Algunos otros grupos de artrópodos se representan en las figuras 11.6a-c. La gráfica para los arácnidos (Fig. 11.6a) muestra al menos dos pulsos o

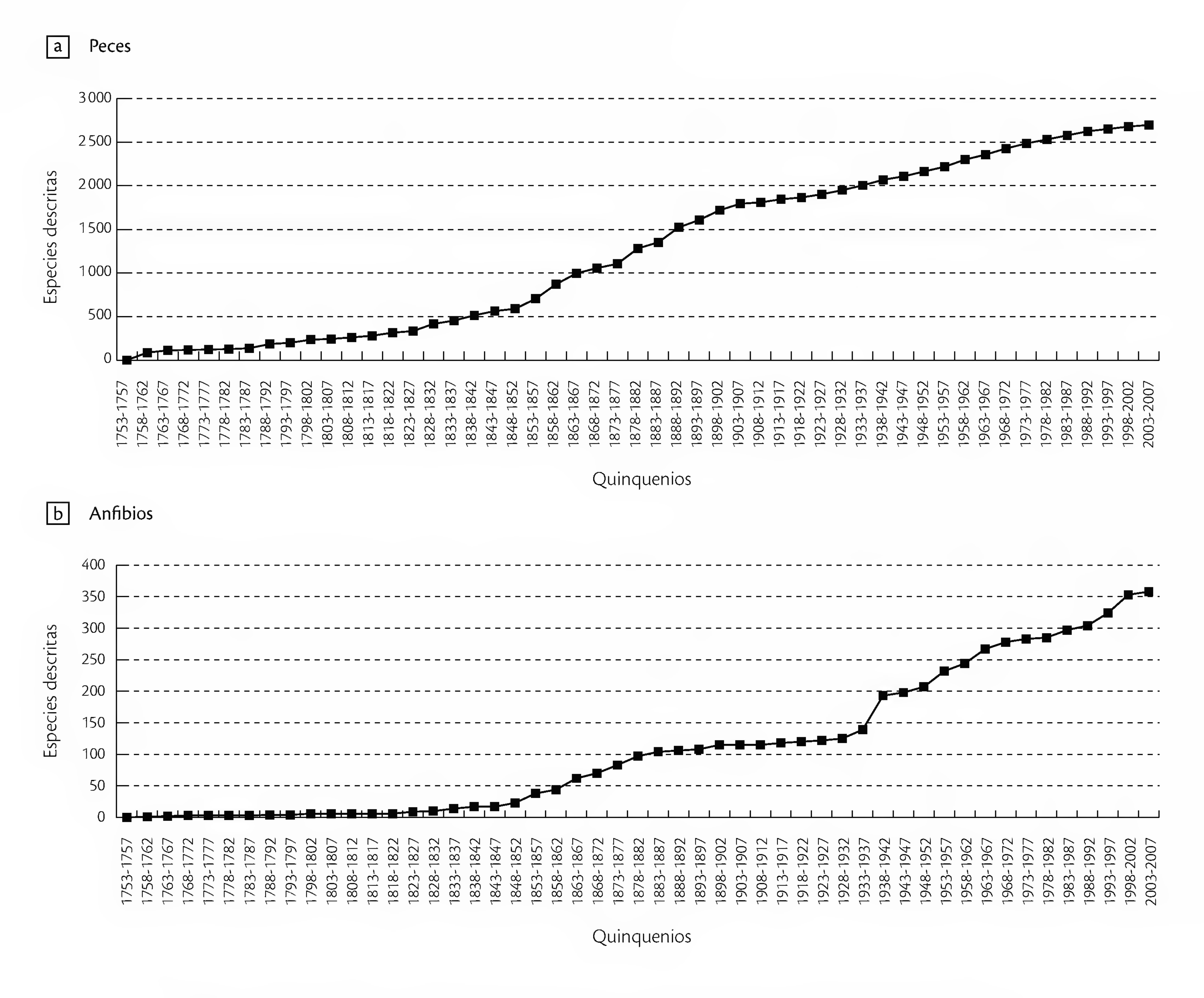
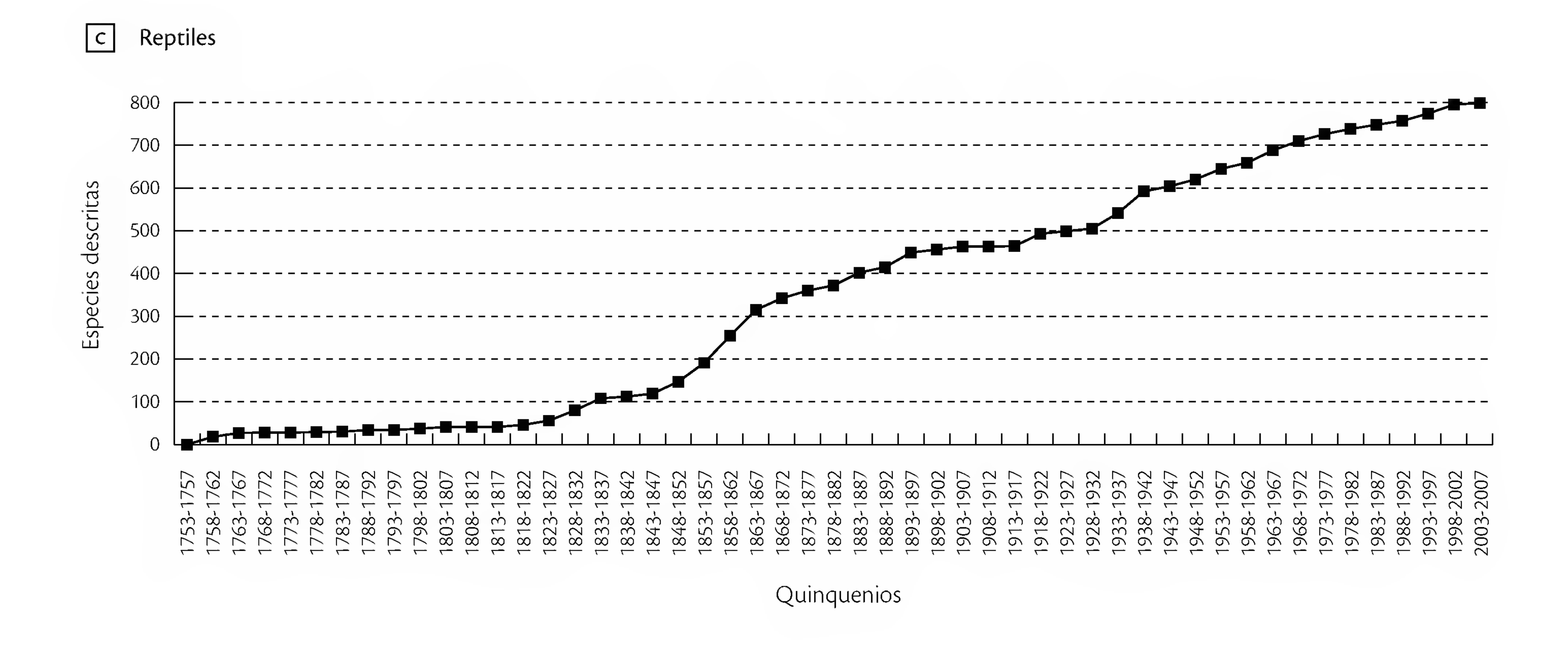
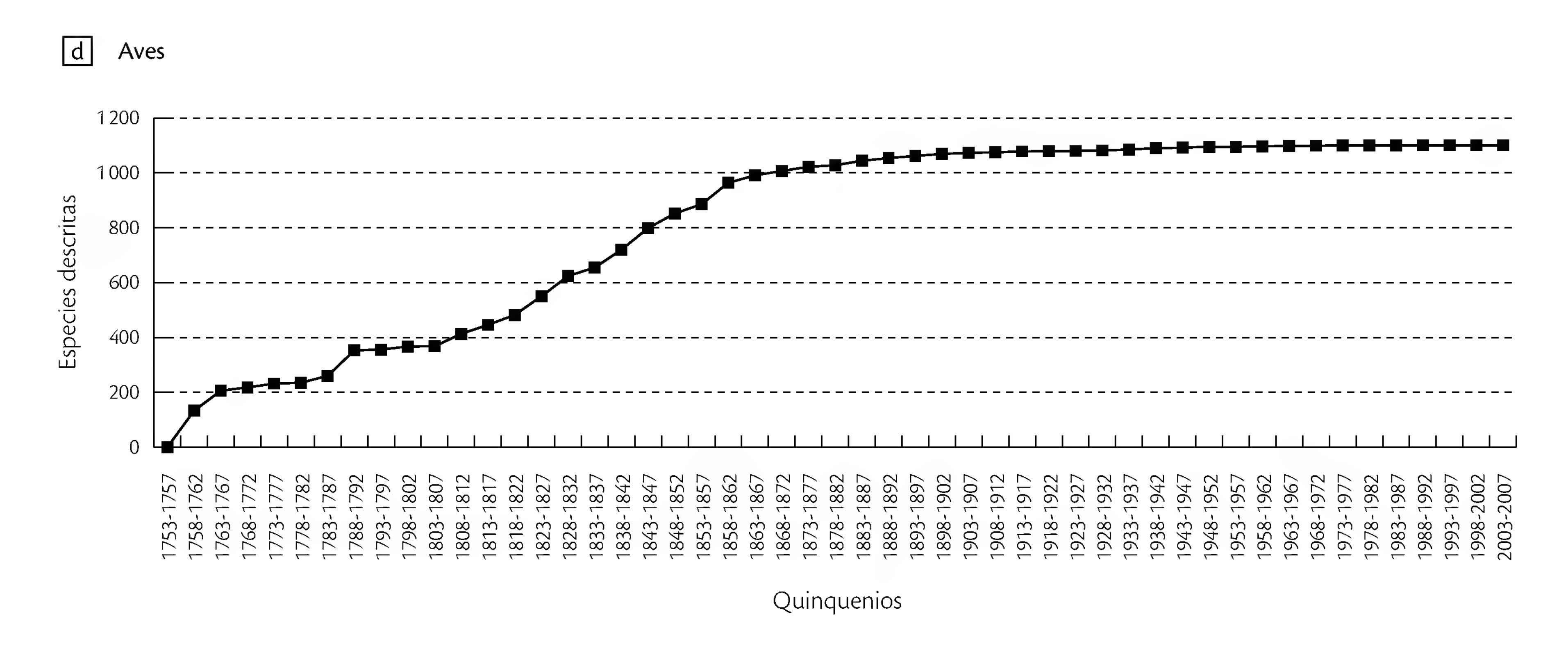


Figura 11.4 [*Esta página y la siguiente.*] Acumulación de especies descritas de vertebrados.





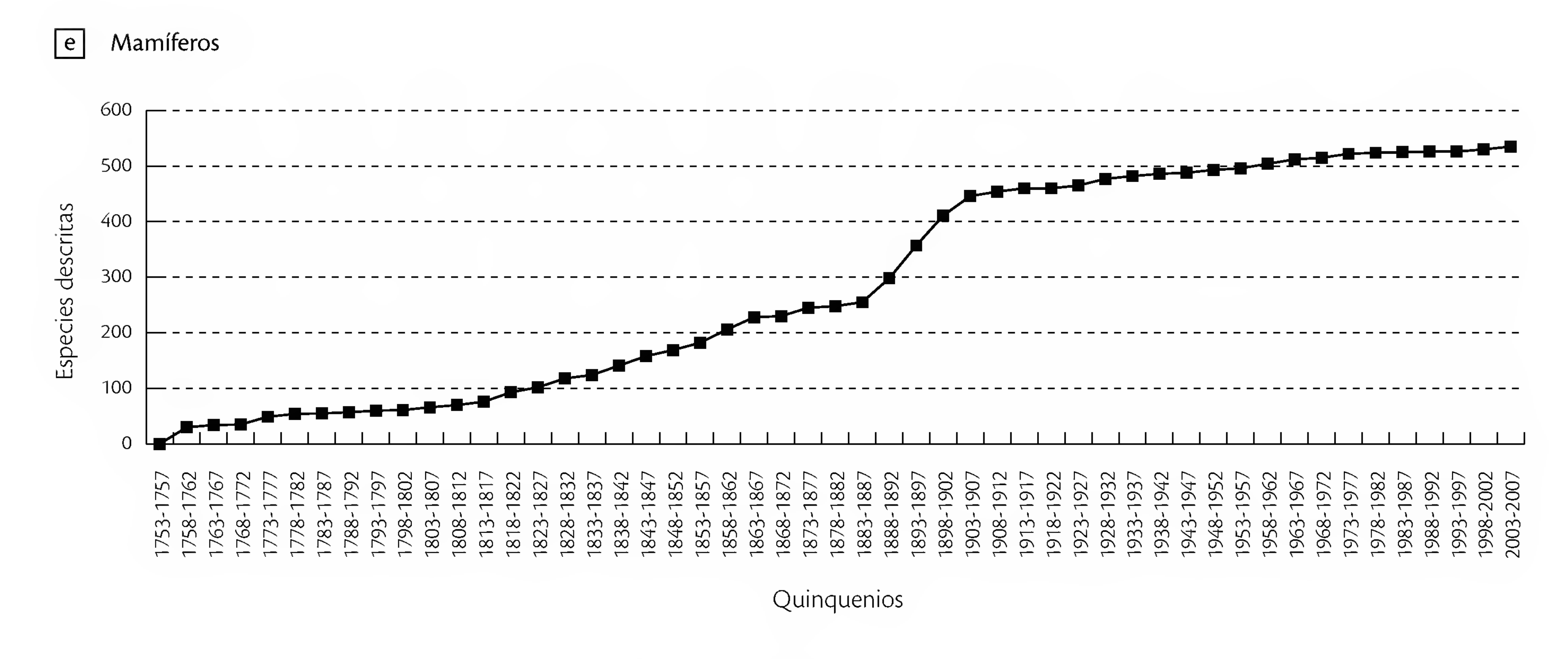


Figura 11.4 [*concluye*].

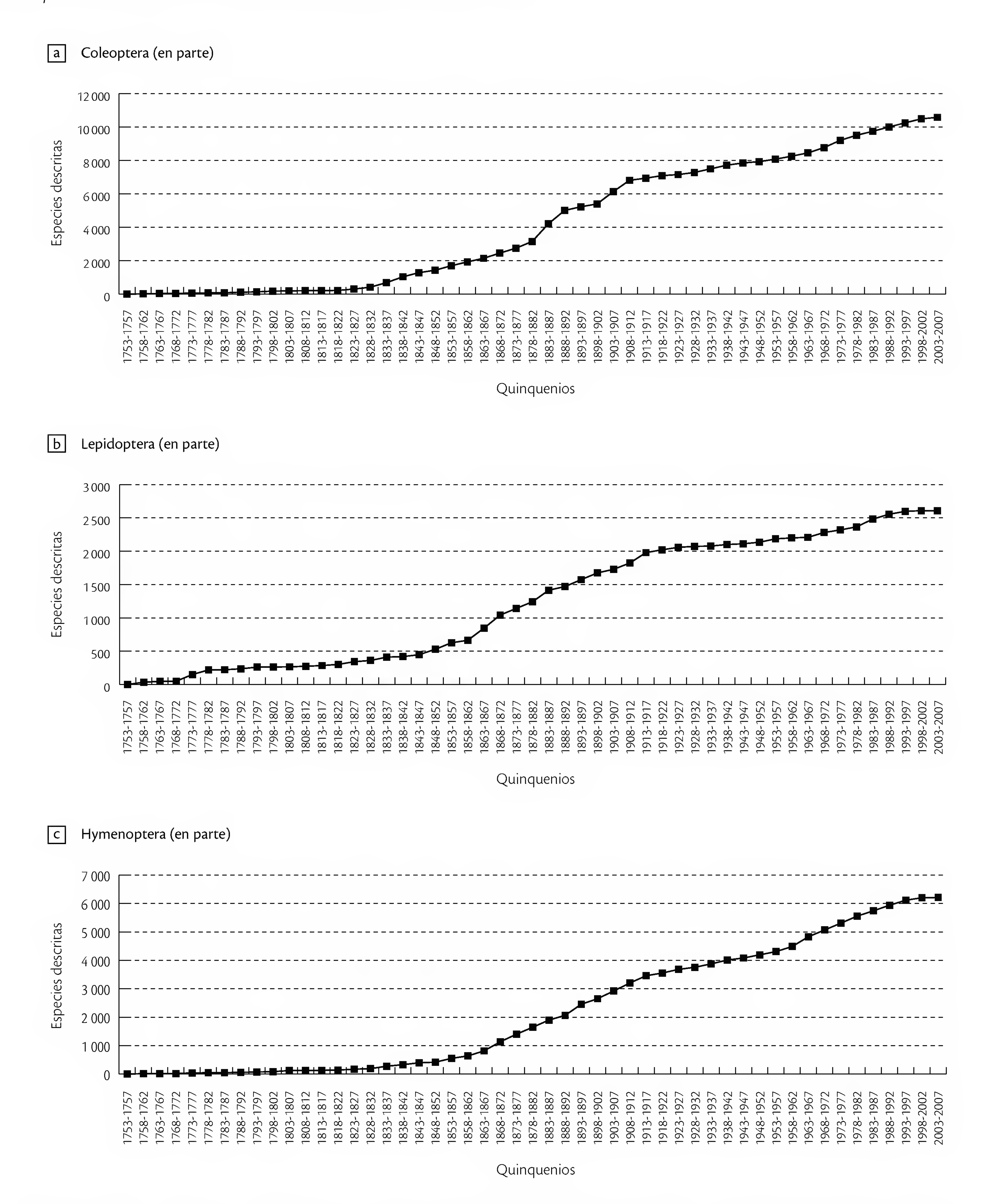


Figura 11.5 [*Esta página y la siguiente.*] Acumulación de especies descritas para algunos grupos hiperdiversos de insectos (en parte); **(*a*)** incluye Scarabaeidae, Staphylinidae, Silphidae, Ciidae, Elmidae, Histeridae, Hydraenidae, Carabidae, Curculionoidea; **(*b*)** incluye Papilionoidea, Saturniidae, Gracillaridae, Tineoideae, Arctiidae, Hesperidae; **(*c*)** incluye Apoidea, Hymenoptera parasítica e Hymenoptera no aculeata y **(*d*)** incluye Nematocera y Brachycera (en parte).

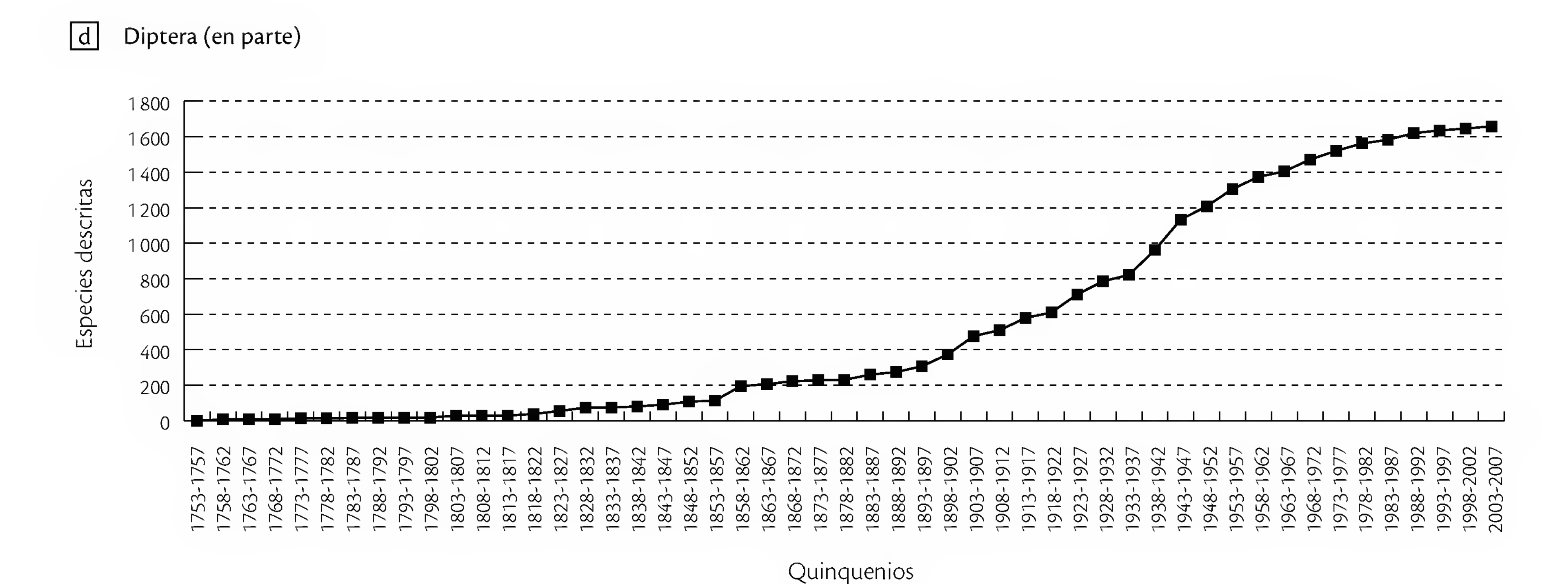


Figura 11.5 [*concluye*].

a Arachnida (en parte)

Especies descritas

6 000
5 000
4 000
3 000
2 000
1 000
0

1753-1757 1758-1762 1763-1767 1768-1772 1773-1777 1778-1782 1783-1787 1788-1792 1793-1797 1798-1802 1803-1807 1808-1812 1813-1817 1818-1822 1823-1827 1828-1832 1833-1837 1838-1842 1843-1847 1848-1852 1853-1857 1858-1862 1863-1867 1868-1872 1873-1877 1878-1882 1883-1887 1888-1892 1893-1897 1898-1902 1903-1907 1908-1912 1913-1917 1918-1922 1923-1927 1928-1932 1933-1937 1938-1942 1943-1947 1948-1952 1953-1957 1958-1962 1963-1967 1968-1972 1973-1977 1978-1982 1983-1987 1988-1992 1993-1997 1998-2002 2003-2007

Quinquenios

b Crustacea (en parte)

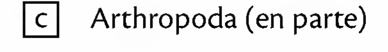
Especies descritas

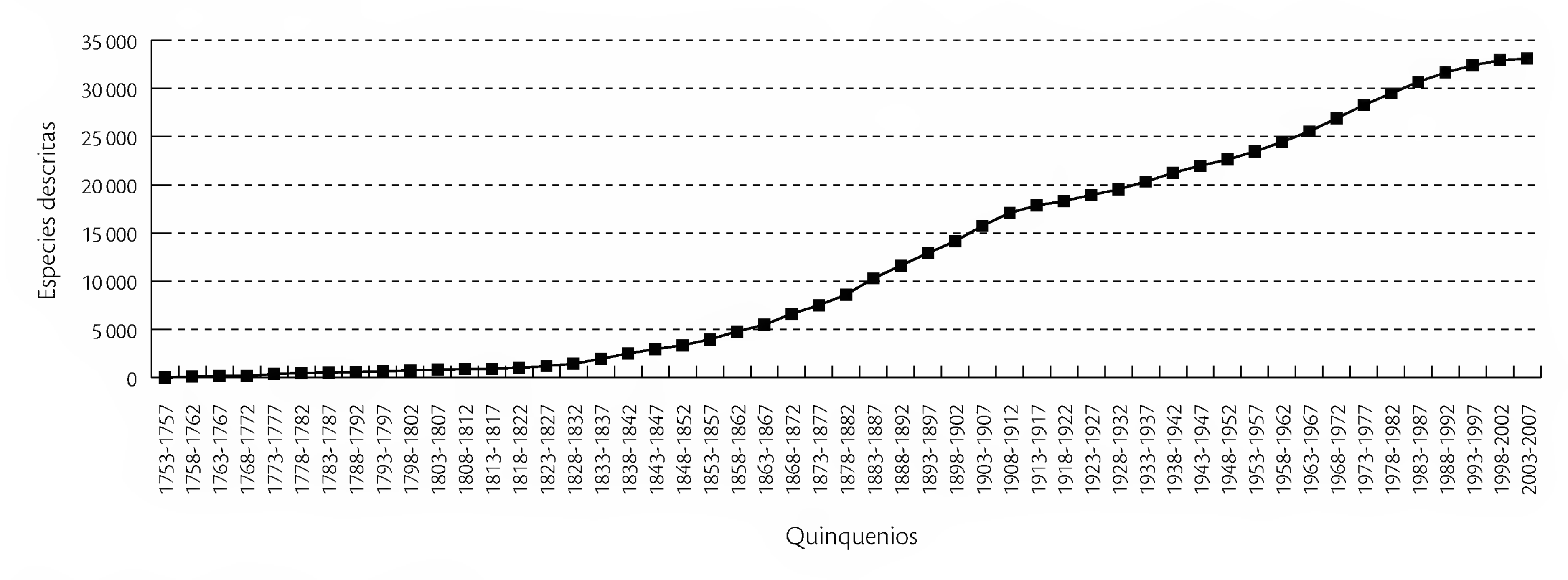
2 500
2 000
1 500
1 000
500
0

1753-1757 1758-1762 1763-1767 1768-1772 1773-1777 1778-1782 1783-1787 1788-1792 1793-1797 1798-1802 1803-1807 1808-1812 1813-1817 1818-1822 1823-1827 1828-1832 1833-1837 1838-1842 1843-1847 1848-1852 1853-1857 1858-1862 1863-1867 1868-1872 1873-1877 1878-1882 1883-1887 1888-1892 1893-1897 1898-1902 1903-1907 1908-1912 1913-1917 1918-1922 1923-1927 1928-1932 1933-1937 1938-1942 1943-1947 1948-1952 1953-1957 1958-1962 1963-1967 1968-1972 1973-1977 1978-1982 1983-1987 1988-1992 1993-1997 1998-2002 2003-2007

Quinquenios

Figura 11.6 [*Esta página y la siguiente.*] Acumulación de especies descritas para algunos grupos de invertebrados (en parte); ***(a)*** incluye Araneae, Opiliones, Scorpiones, Pseudoscorpiones, Amblypigi, Uropygi, Schizomida, Ricinulei y Acari (en parte); ***(b)*** incluye Decapoda, Tanaidacea, Ostracoda, Anostraca, Stomatopoda, Amphipoda y Cumacea; ***(c)*** incluye Insecta, Hexapoda no Insecta, Arachnida, Chelicerata, Crustacea y Myriapoda (en parte) y ***(d)*** incluye Porifera, Cnidaria, Platyhelminthes, Acanthocephala, Annelida, Nematoda, Rotifera, Mollusca, Echinodermata, Placozoa, Phoronida y Chaetognatha.





d Invertebrata no Arthropoda (en parte)

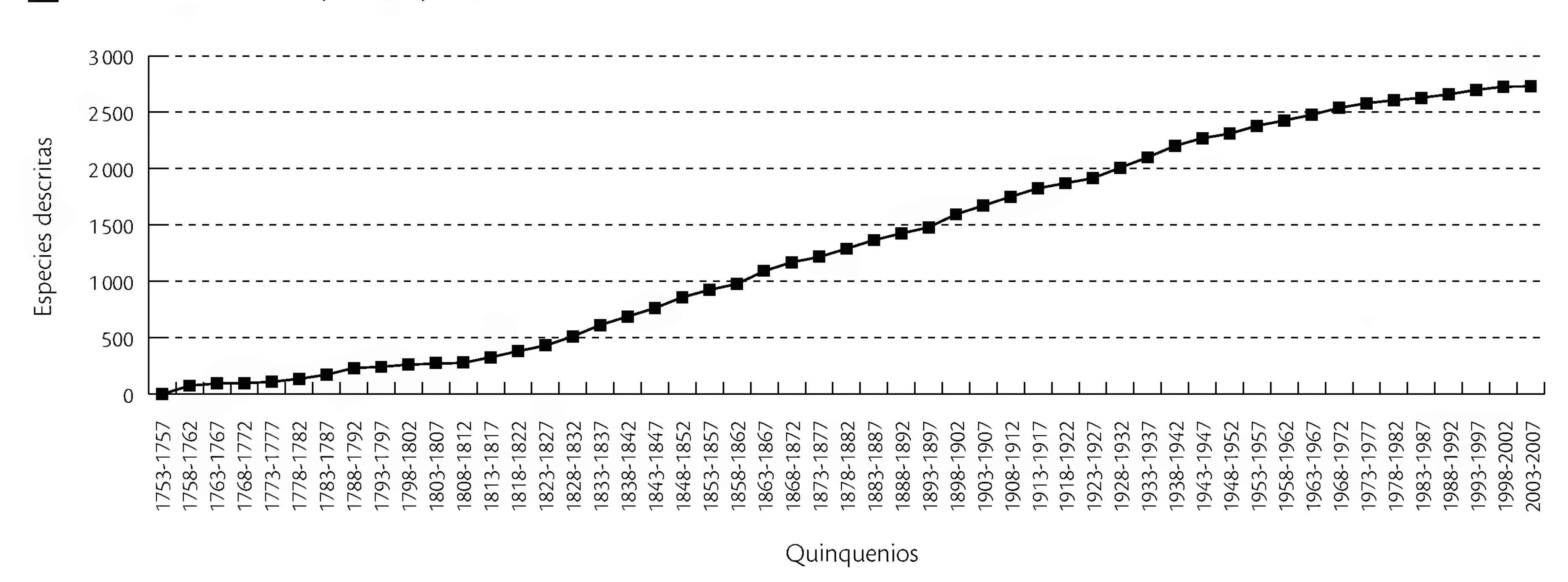


Figura 11.6 [*concluye*].

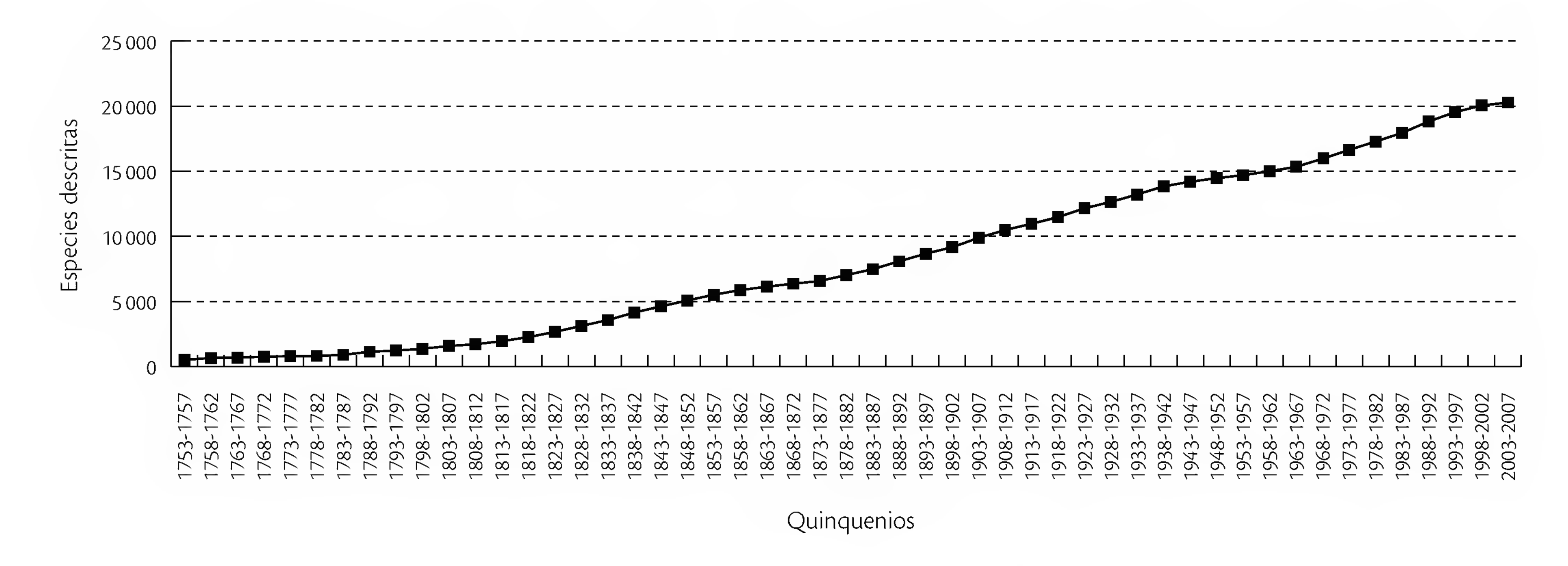


Figura 11.7 Acumulación de especies descritas de plantas vasculares [incluye Pteridophyta, Gimnospermae, Liliopsida y Magnoliopsida (en parte)].

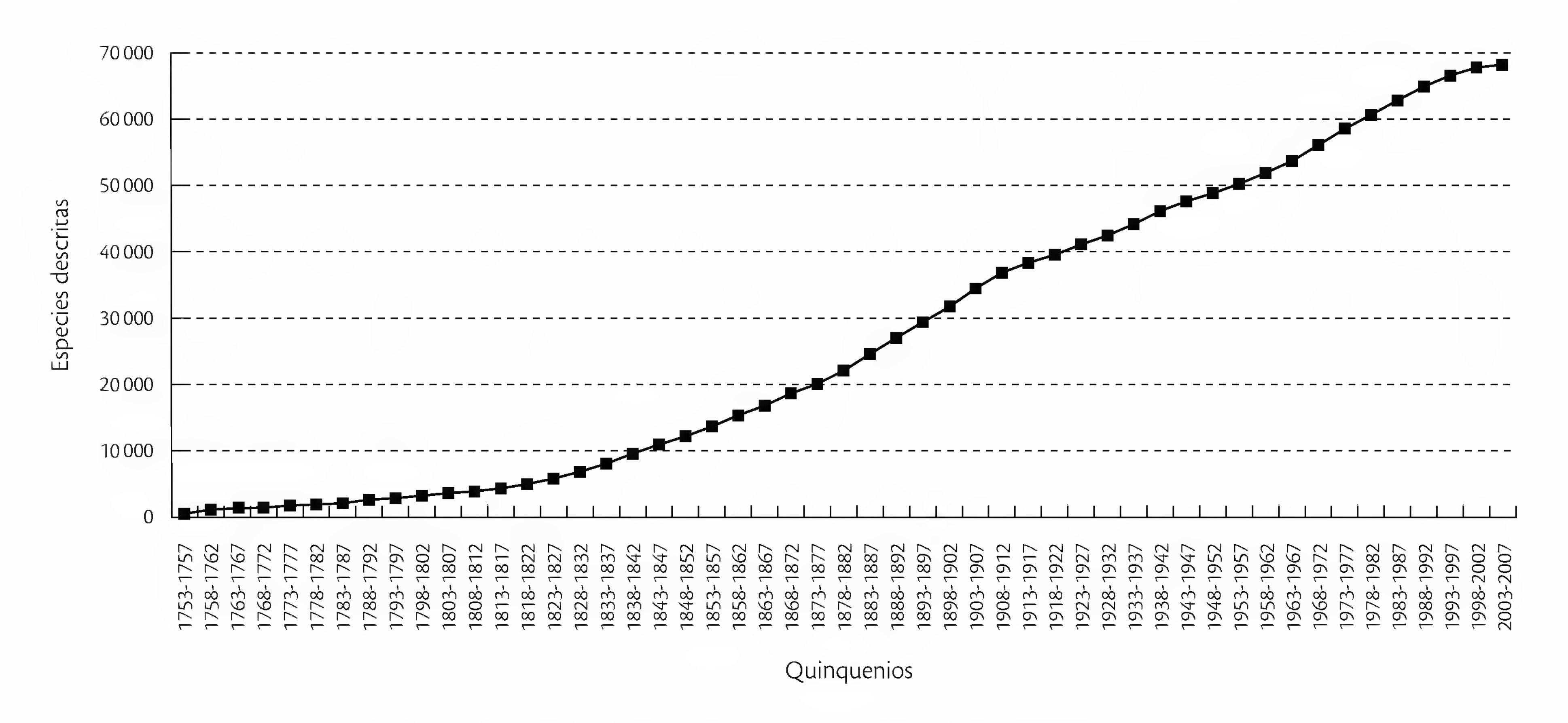


Figura 11.8 Acumulación de especies descritas recopiladas en esta obra.

cambios fuertes en la tendencia, mientras que los crustáceos (Fig. 11.6b), al parecer, contienen grupos menos estudiados, pues la curva crece de manera más o menos constante. Por otro lado, existen grupos mucho menos conocidos, con curvas casi en forma lineal, que se analizaron de manera conjunta como "invertebrados no artrópodos" (Fig. 11.6d).

Para plantas vasculares existen varios escalones que corresponden a exploraciones botánicas y a la consolidación de las principales floras y colecciones nacionales. La tendencia muestra que aún se deben aumentar los esfuerzos para llegar a un inventario completo (Fig. 11.7).

Adviértase que la acumulación total de los taxones descritos muestra un patrón en forma de "j", lo que indica que el conocimiento de la biota mexicana aún es bastante incompleto (Fig. 11.8) y está creciendo de modo constante.

11.3.1 Conocimiento de especies de México, por estados

Se analizaron los patrones de riqueza por entidades federativas para artrópodos, plantas vasculares y vertebrados. Existen taxones que a la fecha en que se tomaron los datos no contaban con nombre definido, es decir, aún eran especies inéditas o no descritas; para realizar este recuento se consideraron tales taxones, pues, no obstante, aportan información valiosa en cuanto a su distribución estatal en México.

Del recuento realizado se desprenden los cinco estados que muestran la riqueza más alta de artrópodos; estos son, para los taxones estudiados, Veracruz, Chiapas, Oaxaca, Guerrero y Jalisco. Adviértase que aquí nada más se toman en cuenta los taxones de los que se conoce su distribución estatal, que solo son algunos (véanse el cuadro 11.9 y la Fig. 11.9). También se tomaron datos de distribución (incluidos en el CP 2 anexo) para angiospermas, gimnospermas y pteridofitas; los estados que muestran una riqueza mayor son los mismos cinco que para artrópodos. Los datos comparativos se presentan en el cuadro 11.10 y en la figura 11.10.

Finalmente se realizó la comparación con datos de vertebrados. Los datos comparativos se presentan en el cuadro 11.11 y en la figura 11.11. Según estos datos, los cinco estados con mayor riqueza de vertebrados son Veracruz, Oaxaca, Chiapas, Sinaloa y Baja California (los tres primeros se comparten con los otros grupos).

Con la finalidad de detectar patrones de conocimiento de las especies, se seleccionaron algunos géneros de helechos a los que se realizó una validación taxonómica con el catálogo de Mickel y Smith (2004). A partir de estos datos se graficó el incremento de registros de especies por décadas para ejemplares depositados en colecciones nacionales y de Estados Unidos. La gráfica muestra una proporción mayor de registros de especies en las colecciones de Estados Unidos respecto a las nacionales. A partir de la década de los años setenta la tendencia se invierte; esto se relaciona con la creación del Conacyt, particularmente por los programas de fortalecimiento de las colecciones biológicas, que favorecieron de manera

Cuadro 11.9 Riqueza de taxones de artrópodos en México, por estado

Estado/ Taxón	Crustáceos	Arácnidos y quelicerados	Miriápodos	Hexápodos no insectos	Grupos de insectos	Coleópteros	Dípteros	Hemípteros	Himenópteros	Lepidópteros	Total
AGS	71	27	0	1	17	59	15	17	59	134	**400**
BC	30	523	13	6	224	327	72	65	574	191	**2 025**
BCS	20	494	20	59	277	89	44	83	290	176	**1 552**
CAM	14	127	9	5	136	164	26	28	55	382	**946**
CHIS	9	698	59	37	633	1 035	191	219	505	1 196	**4 582**
CHIH	12	290	6	44	205	336	35	60	618	198	**1 804**
COAH	29	160	5	3	93	141	18	40	361	125	**975**
COL	7	157	2	30	134	233	40	60	119	359	**1 141**
DF	33	359	34	86	239	205	73	31	145	254	**1 459**
DUR	15	223	4	26	204	617	53	81	532	220	**1 975**
GTO	7	89	7	6	40	160	16	26	137	143	**6 31**
GRO	21	671	49	98	369	761	106	171	481	655	**3 382**
HGO	24	284	33	38	398	419	35	83	285	470	**2 069**
JAL	17	315	1	82	439	878	55	146	577	541	**3 051**
MEX	80	606	20	107	242	540	66	75	305	334	**2 375**
MICH	21	215	20	17	265	487	61	92	355	496	**2 029**
MOR	9	416	34	87	252	768	125	104	549	489	**2 833**
NAY	2	352	0	2	200	413	47	96	306	339	**1 757**
NL	47	305	56	22	388	288	71	99	345	272	**1 893**
OAX	11	446	49	21	490	1 262	133	234	508	1 050	**4 204**
PUE	12	330	21	45	378	618	55	124	425	749	**2 757**
QRO	1	101	12	20	119	133	6	34	50	152	**628**
QROO	39	375	12	9	138	163	40	35	120	385	**1 316**
SLP	36	428	53	31	320	286	53	137	298	546	**2 188**
SIN	16	186	3	0	239	368	46	76	383	297	**1 614**
SON	20	357	6	9	222	327	91	76	627	367	**2 102**
TAB	21	384	17	8	219	201	70	76	126	460	**1 582**
TAMPS	22	448	53	68	280	285	61	105	402	458	**2 182**
TLAX	2	75	1	1	46	68	0	1	28	55	**277**
VER	27	913	156	138	949	1 546	199	279	815	1 250	**6 272**
YUC	65	259	37	32	157	202	27	54	199	310	**1 342**
ZAC	6	68	2	0	31	70	8	26	254	66	**531**

Cuadro 11.10 Riqueza de plantas vasculares en México, por estado

Estado / Taxón	Helechos y plantas afines	Gimnospermas	Angiospermas	Total
AGS	47	10	467	**524**
BC	45	12	719	**776**
BCS	62	12	484	**558**
CAM	29	1	809	**839**
CHIS	693	22	3 833	**4 548**
CHIH	141	26	1 138	**1 305**
COAH	88	29	1 259	**1 376**
COL	100	2	997	**1 099**
DF	116	12	1 077	**1 205**
DUR	143	29	1 118	**1 290**
GTO	104	8	1 143	**1 255**
GRO	374	19	2 070	**2 463**
HGO	263	27	1 611	**1 901**
JAL	262	24	2 752	**3 038**
MEX	245	18	2 064	**2 327**
MICH	220	19	1 885	**2 124**
MOR	162	12	1 536	**1 710**
NAY	166	9	1 369	**1 544**
NL	120	30	941	**1 091**
OAX	669	28	3 388	**4 085**
PUE	297	21	2 025	**2 343**
QRO	196	20	1 299	**1 515**
QROO	43	1	746	**790**
SLP	191	24	1 366	**1 581**
SIN	136	12	1 079	**1 227**
SON	109	14	1 111	**1 234**
TAB	117	3	1 162	**1 282**
TAMPS	133	21	1 169	**1 323**
TLAX	39	11	457	**507**
VER	534	31	4 907	**5 472**
YUC	25	2	815	**842**
ZAC	48	22	652	**722**

Nota: estos datos son una síntesis de la información compilada en el CD 2 anexo.

Cuadro 11.11 Riqueza de especies de vertebrados en México, por estado

Estado / Taxón	Peces[a, b, c, d, e]	Anfibios[f, g, h]	Reptiles[f, g, h]	Aves[i, j]	Mamíferos[k]	Total
AGS	5	13	17	88	40	**163**
BC	371	12	80	357	114	**934**
BCS	359	5	68	286	114	**832**
CAM	13	21	84	246	95	**459**
CHIS	6	117	224	565	205	**1 117**
CHIH	38	31	118	325	134	**646**
COAH	44	22	101	262	112	**541**
COL	60	25	87	327	122	**621**
DF	0	33	96	249	82	**460**
DUR	21	31	95	301	141	**589**
GTO	6	20	51	244	65	**386**
GRO	139	56	158	420	136	**909**
HGO	10	66	124	276	118	**594**
JAL	12	56	143	438	173	**822**
MEX	9	57	104	263	127	**560**
MICH	10	53	138	429	163	**793**
MOR	4	41	96	256	105	**502**
NAY	7	30	96	363	125	**621**
NL	69	28	115	236	126	**574**
OAX	130	106	258	634	194	**1 322**
PUE	4	73	140	347	144	**708**
QRO	7	43	98	261	106	**515**
QROO	2	19	100	348	99	**568**
SLP	15	49	135	438	152	**789**
SIN	298	33	95	422	107	**955**
SON	168	44	137	445	139	**933**
TAB	88	25	69	326	102	**610**
TAMPS	125	51	130	435	145	**886**
TLAX	2	16	25	86	50	**179**
VER	213	109	214	635	190	**1 361**
YUC	0	21	103	308	99	**531**
ZAC	5	18	59	156	121	**359**

Nota: Estos datos son una síntesis de la información compilada en el (CD 2) anexo.
[a] Contreras-Balderas y Ramírez-Flores 2000.
[b] Lozano-Vilano y Contreras-Balderas 1987.
[c] Lozano-Vilano *et al.* 1993.
[d] Contreras-Balderas *et al.* 2008
[e] Espinosa 1999
[f] Canseco-Márquez *et al.* 2004.
[g] Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004.
[h] SNIB-CONABIO 2008.
[i] Navarro *et al.* 2004.
[j] SNIB-CONABIO 2005.
[k] Ramírez-Pulido *et al.* 2008.

Especies

7 000
6 000
5 000
4 000
3 000
2 000
1 000
0

Ags BC BCS Cam Chis Chih Coah Col DF Dur Gto Gro Hgo Jal Méx Mich Mor Nay NL Oax Pue Qro QRoo SLP Sin Son Tab Tamps Tlax Ver Yuc Zac

Figura 11.9 Especies de artrópodos registradas en la entidades federativas.

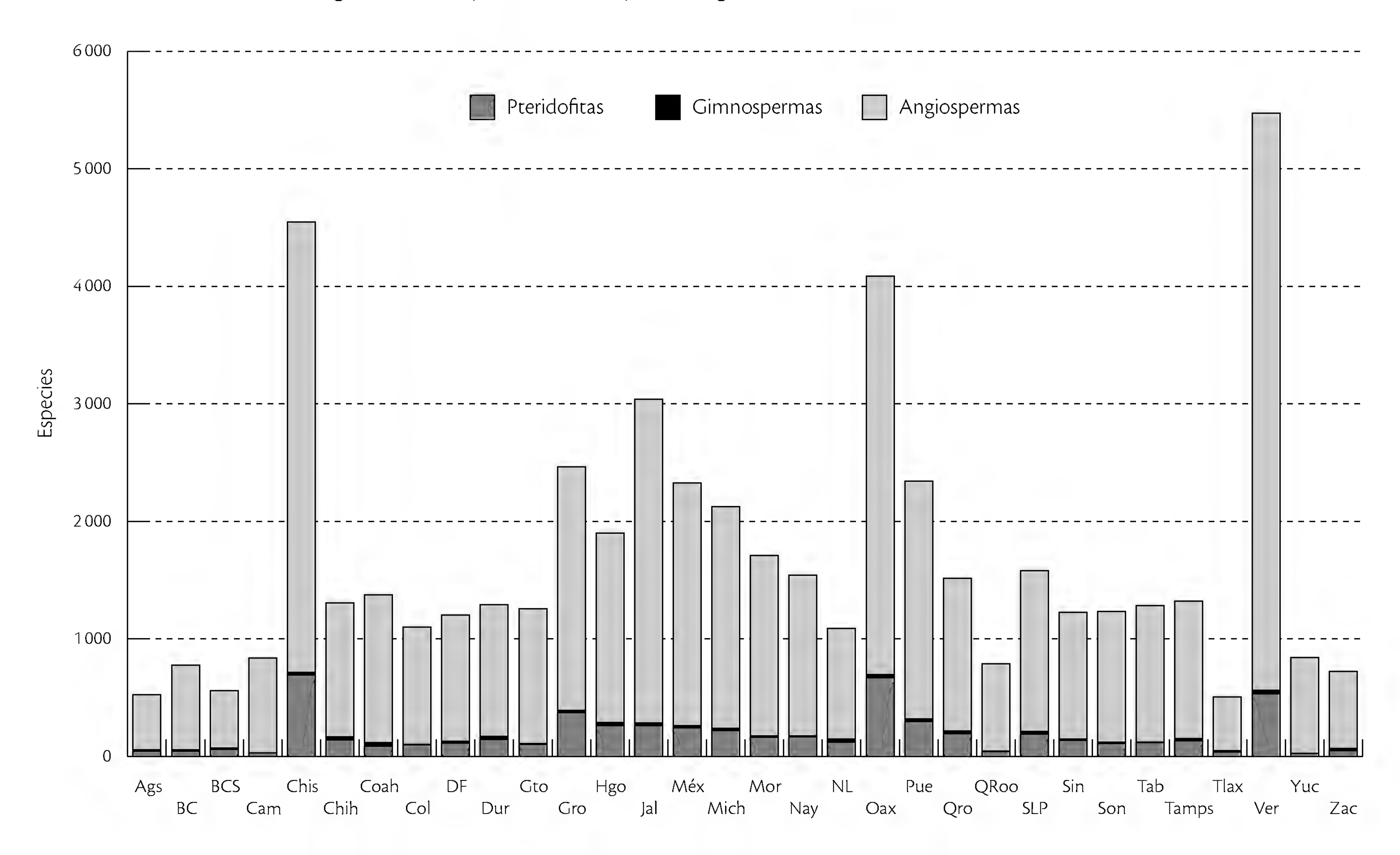


Figura 11.10 Especies de plantas vasculares registradas en la entidades federativas.

Mamíferos Aves Peces Anfibios Reptiles

Especies

0 100 200 300 400 500 600 700 800 900 1000 1100 1200 1300 1400

Ags BC BCS Cam Chis Chih Coah Col DF Dur Gto Gro Hgo Jal Méx Mich Mor Nay NL Oax Pue Qro QRoo SLP Sin Son Tab Tamps Tlax Ver Yuc Zac

Figura 11.11 Especies de vertebrados registradas en la entidades federativas.

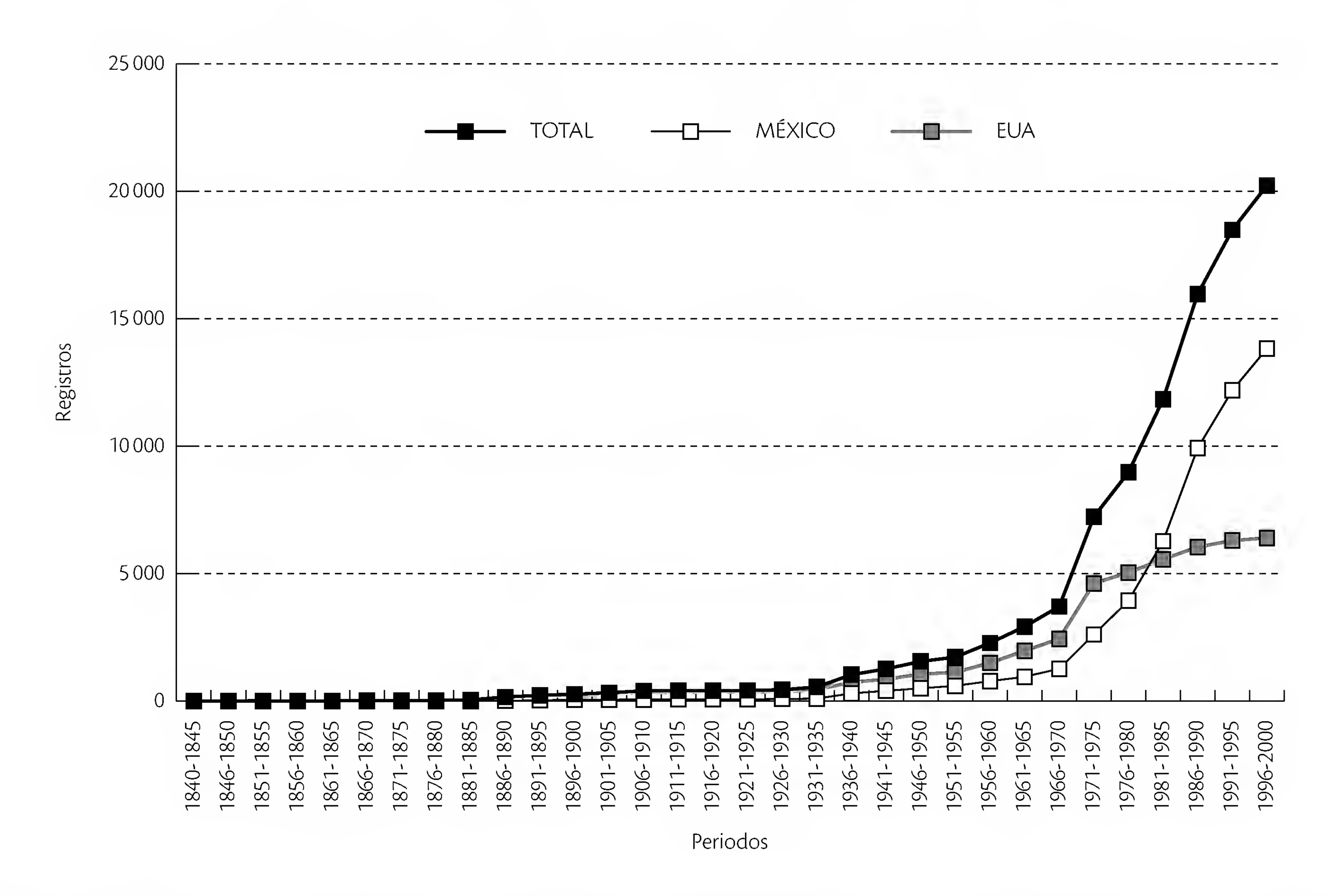


Figura 11.12 Periodos de recolecta de géneros selectos de helechos en México, en herbarios nacionales y de Estados Unidos.

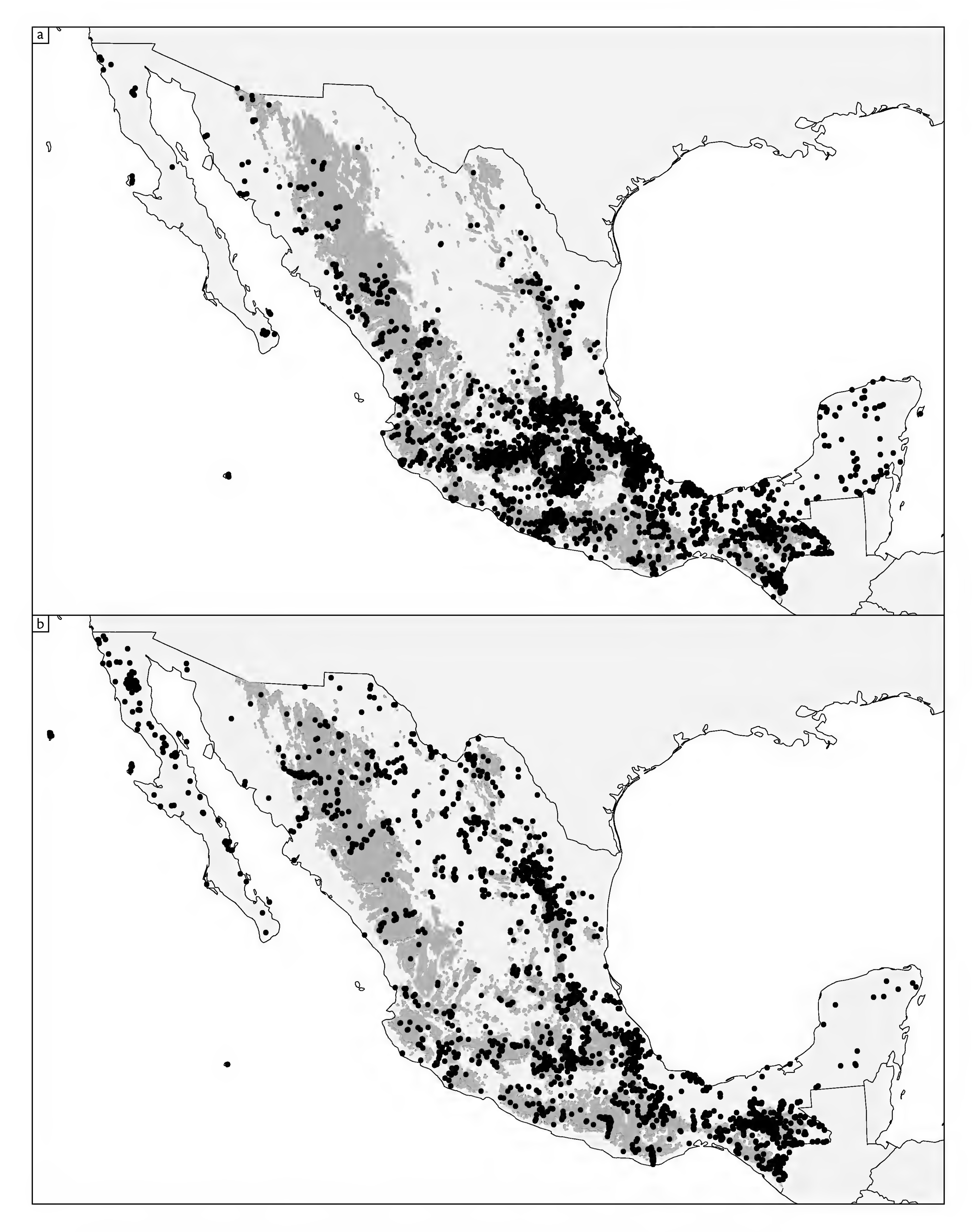


Figura 11.13 Distribución de géneros selectos de helechos en herbarios ***(a)*** nacionales y ***(b)*** de Estados Unidos.

destacada la prospección del territorio y el conocimiento de la biodiversidad, mientras que las recolectas de Estados Unidos decrecieron relativamente y se estabilizaron en la década de los noventa (Fig. 11.12).

Por otra parte también se observa que las recolectas nacionales fueron hechas, sobre todo, en el centro y sur del territorio y existe una abundancia de ejemplares de ellas en las principales colecciones de instituciones como UNAM, ENCB, UAM, UAEM, Inecol, Ecosur, IBUG, CICY, entre otras. En contraste, las recolectas de ejemplares en colecciones de Estados Unidos abarcan una mayor área del territorio mexicano (Figs. 11.13a y b).

11.4 Conclusiones

En la lista del (CP 1) anexo se logró recopilar 75 043 nombres de especies verificadas o cotejadas taxonómicamente por expertos o con fuentes actualizadas, tomando en cuenta especies aún no descritas, lo que constituye cerca de 42% del total de la diversidad mexicana esperada de grupos biológicos, considerando el límite más modesto estimado para México en 180 000 especies.

La información reunida en la lista general de especies mexicanas contiene tres niveles de detalle, según sea el taxón. El primero es la información taxonómica mínima de los nombres correctos o válidos (nombre, autor y año); el segundo nivel incluye además las sinonimias y/o la distribución, y el tercer nivel es la integración adicional de datos de nombres comunes, usos y datos de endemismo, entre otros. La información que se compiló presenta aspectos que merecen particular atención y deben comprenderse para entender los cuadros y las gráficas.

De las 75 043 especies reunidas en el listado anexo (CP 1), se analizó un subconjunto de 68 249 especies que contaban con autor y año, con la finalidad de observar tendencias en los datos y establecer el estado de conocimiento de cada grupo taxonómico. El resto de los nombres, si contaban con datos de distribución estatal, aun sin ser especies descritas, se consideraron para analizar la riqueza por estados.

Lo más importante de estos datos es que la mayoría de ellos están actualizados al menos hasta el año 2000 y de algunos grupos las listas de especies fueron actualizadas hasta 2005-2007. En su elaboración han participado más de 200 autores de más de 10 instituciones y seis países: México, Argentina, España, Estados Unidos, Canadá y Francia. Considérese además que, para algunos grupos como los artrópodos, se compiló bibliografía reciente de más de un centenar de autores y de decenas de instituciones y países donde laboran los expertos.

Algunas actualizaciones aquí integradas superan los datos previamente publicados; tal es el caso de algunos grupos de Coleoptera como Cerambycidae, en el que, de 1996 a la fecha hay 200 especies adicionales; algo similar ocurrió con los Scarabaeoidea. En otros casos los datos se han detallado más y se eliminaron sobreestimaciones debidas a sinonimia (principalmente en algunos grupos de plantas).

La comparación entre los datos que se esperarían respecto a los que se han alcanzado ayuda en la identificación del desconocimiento que es necesario abatir con el desarrollo de nuevas estrategias nacionales e institucionales, que integren la información y nuevas formas de estudiar la diversidad taxonómica, a fin de tener inventarios biológicos más completos. Los grupos con más necesidad de impulso sin duda son los invertebrados en general, de los que una buena parte son artrópodos, ya que constituyen la mayor parte de la diversidad de México, además de que son parte fundamental de todos los ecosistemas. Sin embargo, algunos grupos de insectos están pobremente representados, sobre todo en los estados. Es necesario fortalecer las colecciones biológicas y contar con personal calificado para mantenerlas y actualizarlas. También es notable la carencia de taxónomos en México para cubrir el estudio de los grupos de invertebrados; además, los estudiantes formados necesitan un buen tiempo de adiestramiento para formar parte del personal que reemplace en un momento determinado a los taxónomos especialistas de un grupo. Es necesario completar los inventarios en aquellos grupos con gran tradición como las angiospermas, pues no se cuenta aún con información reunida y consensuada a nivel nacional, al menos en un nivel preliminar. Esta es una tarea titánica, pues en México no existen especialistas para todas las familias y de algunos taxones se presentan complicaciones y dificultades para su estudio sistemático. En general las principales colecciones del país se encuentran concentradas en instituciones del Distrito Federal o de ciudades de algunos estados como Veracruz, Michoacán, Chiapas, Yucatán, Durango, Jalisco y Nuevo León, que cuentan con grupos de taxónomos que se encargan de mantenerlas y actualizar su información.

Otro aspecto importante que debemos destacar es el hecho de que las recolectas o los muestreos de plantas y animales no se ha realizado de manera metódica y uniforme en todo el territorio nacional, pues existen distintos patrones que muestran la existencia de zonas muy

bien recolectadas, otras medianamente y por último, otras pobremente recolectadas (F. Chiang, com. pers. 2008). Entre las primeras podemos reconocer el "síndrome carretero", sobre todo en recolectas botánicas, donde resalta la concentración de sitios de recolecta próximos a los caminos principales; el siguiente patrón o síndrome es la concentración de sitios de recolecta en regiones cercanas a las instalaciones de instituciones importantes del país (UNAM, ENCB, UAM, UAEM, Inecol, Ecosur, UDG, CICY, entre otras). Los lugares medianamente visitados para recolectar suelen ser los más alejados de las ciudades principales y a los que solo se accede después de varios días de recorrido y, finalmente, los lugares poco explorados corresponden a sitios inaccesibles, como algunas zonas montañosas de México.

Finalmente es necesario destacar que el conocimiento de los taxones biológicos de México es aún incompleto; por ello, es necesario impulsar la sistematización de la información, para que a partir de los nombres, como columna vertebral, se integre y consulte otro tipo de datos de manera que se puedan detectar vacíos de conocimiento, tanto taxonómico como geográfico, y se diseñen programas de apoyo e intercambio de información, para tener un inventario constantemente actualizado y, sobre todo, útil.

11.5 Sobre la información contenida en el disco compacto anexo (CD 1)

Como parte de los esfuerzos tendientes a la elaboración del inventario nacional, los catálogos de especies son el eje fundamental y constituyen los estándares indispensables para contar con un medio de comunicación, consulta e intercambio de información confiable. Con esto en mente se reunieron datos de riqueza de especies y se realizó la integración de información nomenclatural para la biota de México. Los datos provienen de publicaciones recientes y de algunos catálogos de autoridades taxonómicas apoyados por la Conabio, y también se invitó a varios especialistas a revisar y actualizar listas previas. A partir de este trabajo se reunieron tres distintos niveles de información: en el primer nivel se tienen las listas de nombres aceptados, con autores y años de descripción; el segundo nivel cuenta además con datos de distribución y el tercer nivel reúne también referencias bibliográficas, sinonimias, datos de endemismo, usos y nombres comunes. El disco compacto conjunta la información de estos tres niveles básicos en una base de datos, con la posibilidad de hacer algunas búsquedas de información y, posteriormente, se pretende que la Conabio administre estos datos en un portal específico. No obstante, es pertinente reconocer que la información contenida en esta base de datos puede variar en algunas cifras de especies descritas para México. Esto se debe tanto a la constante actualización de las fuentes consultadas como a la concepción misma y reconocimiento de las propias especies por los distintos especialistas. Esta presentación de la información representa apenas un comienzo más coordinado del inventario de especies mexicanas, que requerirá mantenimiento y puesta al día permanentes de la información, y en el que los taxónomos que lo deseen podrán contribuir al esfuerzo de generar un primer catálogo nacional de especies.

En el CD, coordinado por los autores de este capítulo, se dan los créditos y fuentes correspondientes.

Agradecimientos

A todos los coautores de las listas de especies. Al personal del Missouri Botanical Garden, quien proporcionó información de plantas vasculares, especialmente a Olga Martha Montiel, Bob Magill y Peter Raven. También agradecemos a Victoria Sosa, quien gestionó algunas de las listas que aquí se incluyen. Un reconocimiento especial a Salvador Contreras, Fernando Chiang y Nelson Papavero, revisores de este manuscrito, quienes aportaron información y comentarios muy enriquecedores.

Referencias

Aalbu, R.L., G.E. Flores y C.A. Triplehorn. 2002. Tenebrionidae, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio-Ecosur-Bayer, México, pp. 499-512.

Álvarez, F., J.L. Villalobos y E. Lira. 1996. Decapoda, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio, México, pp. 103-129.

AmphibiaWeb. 2008. Information on amphibian biology and conservation, web application, en <*http://amphibiaweb.org/*> (consultada en 2008).

Andersen, T., A. Contreras-Ramos y M. Spies. 2000. Chironomidae (Diptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 581-591.

Anderson, R.S., y C.W. O'Brien. 1996. Curculionidae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 329-351.

Aspöck, U., y H. Aspöck. 1996. Raphidioptera, en J. Llorente-Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I. Instituto de Biología, UNAM, pp. 277-286.

Ayala, R., T.L. Griswold y D. Yanega. 1996. Apoidea (Hymenoptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 423-464.

Backeberg, C. 1966. *Das Kakteenlexikon*. Gustav Fischer Verlag, Jena, Alemania.

Balcázar, L.M.A., y C.R. Beutelspacher B. 2000a. Saturniidae (Lepidoptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 501-513.

Balcázar, L.M.A., y C.R. Beutelspacher B. 2000b. Arctiidae: Lithosiinae, Arctiinae, Pericopinae (Lepidoptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 515-525.

Ball, G.E., y D. Shpeley. 2000. Carabidae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 363-399.

Barrientos-Lozano, L. 2004. Orthoptera, en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 603-625.

Baumann, R.W. 1982. Plecoptera, en S.P. Parker (ed.), *Synopsis and classification of living organisms*. McGraw-Hill, Nueva York, pp. 389-393.

Baumann, R.W., y B.C. Kondratieff. 1996. Plecoptera, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 169-174.

Bernardi, N. 1999. Nomenclatura zoológica, en N. Papavero y J. Llorente (eds.), *Herramientas prácticas para el ejercicio de la taxonomía zoológica*. Ediciones Científicas Universitarias, FCE, México, pp. 283-304.

Bisby, F.A. 1995. Characterization of biodiversity, en V.H. Heywood y R.T. Watson (eds.), *Global biodiversity assessment*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 21-106.

Borhidi, A. y N. Diego. 2002. Introducción a la taxonomía de la familia Rubiaceae en la flora de México. *Acta Botanica Hungarica* **44**:237-280.

Borhidi, A. 2006. *Rubiáceas de México*. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Breedlove, D.E. 1986. *Listados florísticos de México*, IV: *Flora de Chiapas*. Instituto de Biología, UNAM, México.

Bridges, C.A. 1993. *Catalogue of the family-group, genus-group and species-group names of the Odonata of the world*. C.A. Bridges, Urbana.

Bright, D.E. y R.E. Skidmore. 1997. *A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), supplement 1 (1990-1994)*. NRC Research Press, Ottawa.

Brown, B.V. 2001. Diversity of flies, gnats and mosquitoes, en S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of biodiversity*, vol. 2, Academic Press, San Diego, pp. 815-826.

Brusca, R.C., y G.J. Brusca. 2003. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Sunderland.

Bueno-Soria, J. 1996. Trichoptera, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 501-512.

Bueno-Villegas, J., P. Sierwald y J.E. Bond. 2004. Diplopoda, en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 569-599.

Buitrón, B.E., y F.A. Solís. 1993. La biodiversidad de equinodermos fósiles y recientes de México, en R. Gío y E. López-Ochoterena (eds.), *Diversidad biológica en México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* **XLIV** (especial).

Burnie, D. (ed.) 2003. *Animal*. Santillana, México.

Byers, G.W. 1996. Mecoptera, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I,

Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio, México, pp. 549-552.

Calderón, G., y J. Rzedowski. 2003. *Flora del bajío y de regiones adyacentes*, fascículos 1-100, Instituto de Ecología, A.C.-Conabio, México.

Campos-Ríos, M.G. 2008. *Catálogo de autoridades taxonómicas e inventario florístico de la familia Boraginaceae en México*, fase I, CICY, Mérida. Base de datos SNIB-Conabio, proyecto CE005.

Canseco-Márquez, L., F. Mendoza-Quijano y M.G. Gutiérrez-Mayén. 2004. Análisis de la distribución de la herpetofauna, en I. Luna, J.J. Morrone y D. Espinosa (eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental.* Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio, México.

Cancello, E.M., y T.G. Myles. 2000. Isoptera, en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio-Bayer, México, pp. 295-315.

Castelo, E., O. Ricalde y J. Panero. 2003-2005. Catálogo de autoridades de asteráceas mexicanas y actualización de las tribus Heliantheae y Eupatorieae. University of Texas. Base de datos SNIB-Conabio, proyectos V004, AE012 y CS011.

Castellanos, I., y E. Suárez. 2002. Euphausiacea, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio-Ecosur-Bayer, México, pp. 401-414.

Caterino, M.S., y A.P. Vogler. 2002. The phylogeny of the Histeroidea (Coleoptera: Staphyliniformia). *Cladistics* **18**:394-415.

Ceballos, A. 2004. Pseudoscorpionida, en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-Conabio, México, pp. 417-429.

Ceballos, G., y G. Oliva. 2005. *Los mamíferos silvestres de México.* FCE-Conabio, México.

Claps, M.C., y G.C. Rossi. 2002. Tardigrada, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio-Ecosur-Bayer, México, pp. 171-186.

Coddington, J.A., y R.K. Colwell. 2001. Arachnids, en S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*, vol. 1, Academic Press, San Diego, pp. 199-218.

Contreras-Balderas, S., y M. Ramírez-Flores. 2000. *Inventario nacional de la ictiofauna dulceacuícola mexicana. Estado de salud de la acuacultura.* Instituto Nacional de la Pesca, Semarnap, México.

Contreras-Balderas, S., G. Ruiz-Campos, J.J. Schmitter-Soto, E. Díaz-Pardo, T. Contreras-McBeath *et al.* 2008. Freshwater fishes and water status in Mexico: A country-wide appraisal. *Aquatic Ecosystem Health & Management* **11**(3):246-256.

Contreras-Ramos, A., y J.K. Gelhaus. 2002. Tipulidae, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio-Ecosur-Bayer, México, pp. 583-595.

Coscarón, M.C., y P.M. Dellapé. 2002. Enicocephalomorpha, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio-Ecosur-Bayer, México, pp. 448-454.

Dávila, P. 2006. *Catálogo de las gramíneas de México y sus sinónimos.* FES Iztacala, UNAM. Base de datos SNIB-Conabio, proyecto U031.

Dávila, P., M.A. Mejía-Saulés, M. Gómez-Sánchez, J. Valdés-Reyna, M. Ortiz *et al.* 2006. *Catálogo de gramíneas de México.* UNAM-Conabio, México.

Dávila, P., y T. Germán. 1991. *Herbario Nacional de México. Colecciones biológicas nacionales del Instituto de Biología.* Instituto de Biología, UNAM, México.

Davis, D.R. 2000. Tineoidea and Gracillarioidea (Lepidoptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio-Bayer, México, pp. 469-482.

De Oliveira, A.W., y M.L. Christoffersen. 2002. Pentastomida, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio-Ecosur-Bayer, México, pp. 187-202.

Delgadillo, C. 1998. Diversidad de la brioflora mexicana, en T.P. Rammamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución.* Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 355-368.

Delgadillo, C. 2000. Distribución geográfica y diversidad de los musgos Neotropicales. *Bol. Soc. Bot. México* **65**:63-70.

Delgadillo, C. 2003a. *Briofitas.* Sociedad Latinoamericana de Briología. Disponible en <*www.briolat.org/briofitas/index.htm*>.

Delgadillo, C. 2003b. *Catálogo de la Colección Briológica del Herbario Nacional de México.* Herbario MEXU, Instituto de Biología, UNAM. Base de datos SNIB-Conabio, proyecto U006.

Díaz, N.B., y F.E. Gallardo. 2002. Cynipoidea, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y*

biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 617-630.

Dickinson, E. 2003. *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world.* Princeton University Press, Princeton.

Engel, M.S. 2004. Zoraptera, en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 637-640.

Erwin, T.L. 1982. Tropical forests: Their richness in Coleoptera and other arthropod species *Coleop. Bull.* **36**:74-75.

Escobar-Briones, E. 2002. Lophogastrida y Mysida, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 291-304.

Escobar-Briones, E. 2004. Leptostraca y Tanaidacea, en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 483-511.

Escobar-Briones, E., I. Winfield, M. Ortiz, R. Gasca y E. Suárez. 2002. Amphipoda, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 341-371.

Escobar-Briones, E., y J. Yager. 2002. Remipedia, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 279-290.

Espejo, A., y A.R. López-Ferrari. 2006. *Lista de referencia de las monocotiledóneas presentes en México.* Herbario Metropolitano UAMIZ, UAM Iztapalapa. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto G016 y P015.

Espinosa, D. 2007. *Taxonomía y prospección del hábitat de las especies afines al linaloe.* Herbario FEZA, FES Zaragoza, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto BS001.

Espinosa, P.H. 1999. *Listado de peces mexicanos.* Colección Nacional de Peces. Instituto de Biología, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto K006.

Farjon, A. 2001. *World checklist and bibliography of conifers.* The Royal Botanic Gardens, Kew.

Fernández-Álamo, M.A. 1993. Reseña del estudio de la clase Polychaeta (Annelida) en México, en R. Gío y E. López-Ochoterena (eds.), *Diversidad biológica en México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* **XLIV** (especial).

Fitzgerald, S.J. 2000. Bibionidae (Diptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 627-634.

Flores-Villela, O. 1993. *Herpetofauna mexicana. Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos recientes y nuevas especies.* Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh.

Flores-Villela, O., y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zool. Mex.* **20**:115-144.

Foddai, D., L.A. Pereira y A. Minelli. 2002. Geophilomorpha, en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 417-427.

Foote, R.H., F.L. Blanc y A.L. Norrbom. 1993. *Handbook of the fruit flies (Diptera: Tephritidae) of America, North of Mexico.* Comstock Publishing-Cornell University Press, Cornell.

Fragoso, C. 2001. Las lombrices de tierra de México (Annelida, Oligochaeta): diversidad, ecología y manejo. *Acta Zool. Mex.* número especial:131-171.

Fursov, V.N., B.J.M. Coronado y E.C. Ruiz. 2004. Trichogrammatidae (Hymenoptera), en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 747-752.

Ginsberg, J.R. 2001. Mammals, biodiversity of, en S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*, vol. 3, Academic Press, San Diego, pp. 777-810.

Gío-Argáez, F.R., M.L. Machain-Castillo y A. Gaytán C. 2004. Ostracoda, en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 513-588.

Gómez-Aguirre, S. 2002. Xiphosura, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 203-213.

Gómez, P. 2003. *Catálogo de la colección nacional del* phylum *Porifera Gerardo Green.* Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto V005.

González, N.E. 1993. Moluscos endémicos del Pacífico de México, en S.I. Salazar y N.E. González (eds.), *Biodiversidad marina y costera de México.* CONABIO-CIQRO, México.

González-Hernández, A. 2000. Chalcidoidea (Hymenoptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 649-659.

González-Hernández, A. 2004. *Actualización del catálogo de autoridades taxonómicas: Hymenoptera-Parasitica.* Depto. de Zoología de Invertebrados, Facultad de Ciencias Biológicas, UANL. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto BE008.

González-Hernández, A. 2007. *Generación del catálogo de autoridad taxonómica para Hymenoptera: Aculeata no apiformes de la República Mexicana.* Depto. de Zoología de Invertebrados, Facultad de Ciencias Biológicas, UANL. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto DE019.

González-Soriano, E., y R. Novelo G. 1996. Odonata, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 147-167.

Grimaldi, D.A., y M.S. Engel. 2005. *The evolution of insects.* Cambridge University Press, Cambridge.

Guiry, M.D., y G.M. Guiry. 2008. AlgaeBase. World-wide electronic publication, en <*http://www.algaebase.org*> (consultada en febrero de 2008).

Guzmán, G. 1995. La diversidad de hongos en México. *Ciencias* **39**:52-57.

Guzmán, G. 1996. ¿Cuántos hongos crecen en México? *Ciencia y Desarrollo* **27**:86-89.

Guzmán, U. 2003. Revisión y actualización del catálogo de autoridad taxonómica de las cactáceas mexicanas. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto AS021.

Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas.* UNAM-CONABIO, México.

Hammond, P.M. 1992. Species inventory, en B. Groombridge (ed.), *Global diversity. Status of the Earth's living resources.* World Conservation Monitoring Centre, Chapman and Hall, Londres, pp. 17-39.

Harvey, M.S. 2002. The neglected cousins: What do we know about the smaller arachnid orders? *J. Arachnol.* **30**:357-372.

Hawksworth, D.L. 1991. The fungal dimension of biodiversity: Magnitude, significance and conservation. *Mycol. Research* **95**:641-655.

Hawksworth, D.L., y M.T. Kalin-Arroyo. 1995. Magnitude and distribution of biodiversity, en V.H. Heywood y R.T. Watson (eds.), *Global biodiversity assessment.* UNEP, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 107-191.

Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética.* Manuales Eudeba, Buenos Aires.

Hendrickx, M.E., y J. Salgado-Barragán. 2002. Stomatopoda, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 373-400.

Heppner, J.B. 2002. Mexican Lepidoptera biodiversity. *Insecta Mundi* **16**:171-190.

Hernández-Ortiz, V. 1996. Tephritidae (Diptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 603-618.

Hespenheide, H.A. 1996. Buprestidae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 411-421.

Hoffmann, A., y M.G. López-Campos. 2002. Acari, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 223-276.

Holldobler, B., y E.O. Wilson. 1990. *The ants.* The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.

Horta, G., y J.P. Carricart. 1993. Corales pétreos recientes (Milleporina, Stylasterina y Scleractinia) de México, en S.I. Salazar y N.E. González (eds.), *Biodiversidad marina y costera de México.* CONABIO-CIQRO, Chetumal, pp. 66-80.

Ibáñez-Bernal, S. 2000. Psychodidae (Diptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 607-626.

Ibáñez-Bernal, S., y S. Coscarón. 1996. Simulidae (Diptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 579-590.

Ibáñez-Bernal, S., y S. Coscarón. 2000. Tabanidae (Diptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 593-606.

Ibáñez-Bernal, S., D. Strickman y C. Martínez-Campos. 1996a. Culicidae (Diptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I,

Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio, México, pp. 591-602.

Ibáñez-Bernal, S., W.W. Wirth y H. Huerta-Jiménez. 1996b. Ceratopogonidae (Diptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio, México, pp. 567-578.

Ibáñez-Bernal, S., V. Hernández-Ortiz y L. Miranda C. 2004. Dolichopodidae (Diptera), en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-Conabio, México, pp. 759-765.

Ibáñez-Bernal, S., V. Hernández-Ortiz y L. Miranda Martín del Campo. 2005. Catálogo de autoridad de Diptera (suborden: Nematocera). Colección Entomológica, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa. Base de datos SNIB-Conabio, proyecto CS004.

Ibáñez-Bernal, S. 2008. Catálogo de autoridad taxonómica del orden Diptera (Insecta) en México. Parte 2: Suborden Brachycera inferiores. Colección Entomológica. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa. Base de datos SNIB-Conabio, proyecto ES011 (en seguimiento).

IB-UNAM (varios eds.). 1993-2008. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Serie en Fascículos, UNAM, México.

IPNI. 2008. The international plant names index, en <*www.uw.ipni.org*> (consultada en 2006).

Jass, J., y B. Klausmeier. 2004. Terrestrial Isopod (Crustacea: Isopoda). Atlas for Mexico. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology* **100**:1-77.

Jiménez, M.L. 1996. Araneae, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio, México, pp. 83-101.

Johansen, R.M., y A. Mojica Guzmán. 1996. Thysanoptera, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio, México, pp. 245-273.

Juárez-Jaimes, V., L.O. Alvarado-Cárdenas y J.L. Villaseñor. 2007. La familia Apocynaceae *sensu lato* en México: diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **78**:459-482.

Kearney, T.H., y R.H. Peebles. 1951. *Arizona flora*. University of California Press, Berkeley.

Kury, A.B., y J.C. Cokendolpher. 2000. Opiliones, en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio-Bayer, México, pp. 137-157.

Lawrence, J.F. 1982. Coleoptera, en S.P. Parker (ed.), *Synopsis and classification of living organism*, vol. 2, McGraw-Hill, Nueva York, pp. 482-553.

León-Cortés, J.L. 2000. Sphingoidea (Lepidoptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio-Bayer, México, pp. 483-500.

Linneo, C. 1753. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitas. Ad genera relatas. Cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Holmiae: impensis L. Salvii.

Lira, R., e I. Rodríguez-Arévalo. 2006. Catálogo de la familia Cucurbitaceae de México. Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, FES Iztacala, UNAM. Base de datos SNIB-Conabio, proyecto DS002.

Llorente, J. 1991. *La búsqueda del método natural*. FCE, México.

Llorente, J. 1994. Conceptos en cladismo, en J. Llorente Bousquets e I. Luna Vega (eds.), *Taxonomía biológica*. Ediciones Científicas Universitarias, UNAM-FCE, México, pp. 117-141.

Llorente, J., E. González Soriano, A.N. García Aldrete y C. Cordero. 1996a. Breve panorama de la taxonomía de artrópodos en México, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio, México, pp. 3-14.

Llorente Bousquets, J., A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.). 1996b. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio, México.

Llorente Bousquets, J., E. González Soriano y N. Papavero (eds.). 2000. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio-Bayer, México.

Llorente Bousquets, J., y J.J. Morrone (eds.). 2002. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio-Ecosur-Bayer, México.

Llorente Bousquets, J., J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.). 2004. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de*

artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México.

Llorente-Bousquets, J., A. Luis-Martínez e I. Vargas. 2006. Apéndice general de Papilionoidea: lista sistemática, distribución estatal y provincias biogeográficas, en J.J. Morrone y J. Llorente Bousquets (eds.), *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana.* Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp. 945-1009.

Llorente, J., y B.C. Hernández. 2008. Los artrópodos no insectos de México, en J. Ramírez-Pulido (ed.), *La enciclopedia de la ciencia en México. Libro de biología*. UAM, México.

Loiácono, M.S., y C.B. Margaría. 2002. Proctotrupoidea, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 597-616.

López-Ochoterena, E. 1993. Notas sobre la diversidad de protozoarios de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* **XLIV** (número especial).

Lopretto, E.C. 2004. Branchiura, en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 559-566.

Lorence, D.H. 1990. A phylogenetic list of the genera of Rubiaceae in Mexico. *Acta Bot. Mex.* **12**: 1-7.

Lourenco, W.R., y W.D. Sissom. 2000. Scorpiones, en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 115-135.

Lozano-Vilano, M.L., y S. Contreras-Balderas. 1987. Lista zoogeográfica y ecológica de la ictiofauna continental de Chiapas, México. *The Southwestern Naturalist* **32**(2): 223-236.

Lozano-Vilano, M.L., M.E. García-Ramírez y S. Contreras-Balderas. 1993. Peces costeros y marinos del estado de Veracruz, en S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.), *Biodiversidad de México*. CONABIO-CIQRO, México, pp. 575-594.

Mabberley, D.J. 1997. *The plant book. A portable dictionary of the higher plants*. Cambridge University Press, Cambridge.

Maeda-Martínez, A.M., H. Obregón-Barboza, H. García-Velazco y M.A. Prieto-Salazar. 2002a. Branchiopoda: Anostraca, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 305-322.

Maeda-Martínez, A.M., H. Obregón-Barboza, H. García-Velazco y G. Murugan. 2002b. Branchiopoda: Notostraca, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur, Bayer, México, pp. 333-339.

Maeda-Martínez, A.M., H. Obregón-Barboza y H. García-Velazco. 2002c. Branchiopoda: Cyclestherida, Laevicaudata, and Spinicaudata, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 323-331.

Margulis, L., y K.V. Schwartz. 1985. *Cinco reinos. Guía ilustrada de los* phyla *de la vida en la Tierra*. Labor, Barcelona.

Martin, W.C., y C.R. Hutchins. 1980. *A flora of New Mexico*. J. Cramer, Vaduz, Liechtenstein.

Martínez-Gordillo, M., V. Steinmann, J. Jiménez, A. Cervantes, Y. Ramírez *et al.* 2006. Catálogo de autoridad taxonómica de la familia Euphorbiaceae de México. Herbario FCME-Facultad de Ciencias, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto CS006.

McCafferty, W.P., y C.R. Lugo-Ortiz. 1996. Ephemeroptera, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 133-145.

McVaugh, R. 1987. *Flora Novo-Galiciana. A descriptive account of the vascular plants of western Mexico. Leguminosae*. University of Michigan, Ann Arbor.

Méndez-Larios, I., y J.L. Villaseñor. 2001. La familia Scrophulariaceae en México: diversidad y distribución. *Bol. Soc. Bot. México.* **69**: 101-121.

Meyrán, G.J., y L.L. Chávez. 2003. *Las crasuláceas de México*. Sociedad Mexicana de Cactología, México.

Mickel, J.T., y A.R. Smith. 2004. *The pteridophytes of Mexico*. Memoirs of The New York Botanical Garden. Volume 88. The New York Botanical Garden Press, Nueva York.

Michener, C.D. 1979. Biogeography of the bees. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **66**: 277-347.

Minelli, A., y S.I. Golovatch. 2001. Myriapods, en S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of biodiversity*, vol. 4. Academic Press, San Diego, pp. 291-303.

Missouri Botanical Garden. 2008. Trópicos, en <*www.tropicos.org*> (consultada en 2006).

Mittermeier, R.A., P. Robles-Gil y C. Goesttsch-Mittermeier. 1997. *Megadiversidad. Los países biológicamente más ricos del mundo*. Cemex-Agrupación Sierra Madre, México.

Mockford, E.L., y A.N. García-Aldrete. 1996. Psocoptera, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de*

artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 175-205.

Monge-Nájera, J. 2000. Onychophora, en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 105-114.

Morón, M.A. 1996. Melolonthidae y Scarabaeidae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 287-328.

Morón, M.A., y J. Valenzuela. 1993. Estimación de la biodiversidad de insectos en México; análisis de un caso. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **XLIV**:303-312.

Morón, M.A., P. Reyes-Castillo y C. Deloya, 2003. Catálogo de autoridad taxonómica de coleópteros mexicanos (Insecta: Coleoptera). Primera parte. Superfamilia Scarabaeoidea. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto V005.

Morrone, J.J. 2004. Erirhinidae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México. pp. 701-704.

Morrone, J.J., y P.I. Cuevas. 2004. Dryophthoridae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 705-712.

Munilla, L.T. 1999. Evolución y filogenia de los Picnogónidos, en A. Melic, J.J. de Haro e I. Méndez y Ribera (eds.), *Evolución y filogenia de Arthropoda. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* **26**:273-279.

Munilla, L.T. 2002. Pycnogonida, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 215-221.

Munz, P.A., y D.D. Keck. 1959. A California flora. University of California Press. Berkeley.

Myartseva, S.N., E. Ruiz C. y J.M. Coronado B. 2004. Aphelinidae (Hymenoptera), en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yañez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 753-757.

Navarrete-Heredia, J.L. 2003. *Catálogo de autoridad de Histeridae, Hydraenidae y Erotylidae (Coleoptera) de México.* Colección Entomológica. Centro de Estudios en Zoología, Universidad de Guadalajara. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto BE004.

Navarrete-Heredia, J.L., y A.F. Newton, Jr. 1996. Staphylinidae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 369-380.

Navarrete-Heredia, J.L., y A. Burgos-Solorio. 2000. Ciidae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 413-420.

Navarrete-Heredia, J.L., y H.E. Fierros-López. 2000. Silphidae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 401-412.

Navarrete-Heredia, J.L., y A.F. Newton. 2002. Agyrtidae, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 493-498.

Navarrete-Heredia, J.L., A.F. Newton, M.K. Thayer, J.S. Ashe y D.S. Chandler. 2002. *Guía ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México*. Universidad de Guadalajara-CONABIO, México.

Navarrete-Heredia, J.L., y G.A. Quiroz-Rocha. 2004. Hydraenidae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 641-647.

Navarrete-Heredia, J.L., G.A. Quiroz R., P.W. Kovarik, M.S. Caterino, A. Tishechkin *et al.* 2004a. Histeridae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 649-658.

Navarrete-Heredia, J.L., P.E. Skelley y G.A. Quiroz R. 2004b. Erotylidae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de

Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 659-667.

Navarro, S.A., y A. Gordillo. 2006. Catálogo de autoridad taxonómica de la avifauna de México. Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto CS010.

Navarro, S.A., H.A. Garza-Torres, S. López de Aquino, O.R. Rojas-Soto y L.A. Sánchez-González. 2004. Patrones biogeográficos de la avifauna, en I. Luna, J.J. Morrone y D. Espinosa (eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México.

Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the world.* John Wiley and Sons, Nueva York.

Newton, Jr., A.F. 1990. Insecta: Coleoptera: Staphylinidae adults and larvae, en D.L. Dindal (ed.), *Soil biology guide.* John Wiley and Sons, Nueva York, pp. 1137-1174.

Noguera, F.A., y J.A. Chemsak. 1996. Cerambycidae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 381-409.

O'Brien, L.B., y D.R. Miller. 1996. Homoptera, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 207-244.

Ortega, M., J. Godínez-Ortega y G. Garduño. 2001. Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. *Cuadernos del IBUNAM* núm. 34, UNAM-CONABIO, México.

Oswald, J.D., A. Contreras-Ramos y N.D. Penny. 2002. Neuroptera (Neuropterida), en J. Llorente Bousquets, y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 559-581.

Palacios-Vargas, J.G. 2000a. Archaeognatha y Zygentoma, en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer-México, pp. 285-291.

Palacios-Vargas, J.G. 2000b. Protura y Diplura, en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 275-281.

Palacios-Vargas, J.G., G. Castaño-Meneses y B.E. Mejía-Recamier. 2000. Collembola, en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 249-273.

Palacios-Vargas, J.G., y R. Iglesias. 2004. Oribatei (Acari), en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 431-468.

Papavero, N. 1996. Mydidae (Diptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 619-634.

Peck, S.B. 2000. Leiodidae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 439-452.

Pedroche, F.F., K.M. Dreckmann, A. Sentíes y R. Margain. 1993. Diversidad algal en México, en R. Gío y E. López-Ochoterena (eds.), *Diversidad biológica en México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* **XLIV** (especial).

Platnick, N.I. 1989. *Advances in spider taxonomy, 1981-1987.* Manchester University Press, Manchester.

Ponce-Ulloa, H.E., y J. Llorente B. 1996. Siphonaptera, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 553-566.

Ramírez-Pulido, J. 1999. Catálogo de autoridades de los mamíferos terrestres de México. Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, UAM Iztapalapa. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto Q023.

Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zool. Mex.* **21**:21-82.

Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y N. González-Ruiz. 2008. Catálogo de autoridades de los mamíferos terrestres de México. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, UAM-Iztapalapa. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto ES010.

Raven, P. 1985. Biological diversity provides key to future quality of life. *Bostid Developments* **5**:3.

Razowski, J. 1996. Tortricidae (Lepidoptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias-UNAM-CONABIO, México, pp. 513-520.

Richards, O.W., y R.G. Davies. 1977. *Imms's general textbook of entomology*. Science Paperbacks, Champan and Hall, Londres.

Roccatagliata, D. 2004. Cumacea, en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 471-481.

Rodríguez-Palafox, A. 1996. Vespidae, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 465-482.

Rojas, F.P. 1996. Formicidae (Hymenoptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 483-500.

Romero, N.J. 2002. Bruchidae, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 513-534.

Romero, N.J. 2004. Checklist of the Bruchidae (Insecta: Coleoptera) of Mexico. *The Coleopterists Bulletin* **58**: 613-635.

Ruiz, C.E., y J.M. Coronado. 2002. Pompiloidea, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 647-656.

Ruiz, C.E., D.R. Kasparyan y J.M. Coronado. 2002a. Ichneumonidae, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 631-646.

Ruiz, C.E., J.M. Coronado B., S.E. Varela F. y J.V. Horta. 2002b. Sphecoidea, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 657-670.

Ruiz, C.E., J.M. Coronado B., S.N. Myartseva y J.F. Luna S. 2004. Adenda a Chalcidoidea (Hymenoptera), en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 725-734.

Rzedowski, J. 1991a. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Bot. Mex.* **15**:47-64.

Rzedowski, J. 1991b. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Mex.* **14**:3-21.

Rzedowski, J., y G. Calderón. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. INECOL-CONABIO, México.

Sakai, S. 2004. Dermaptera, en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 627-636.

Salgado-Maldonado, G. 2005. Catálogo y directorio de autoridades para helmintos parásitos. Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto K028.

Santiago-Fragoso, S. y P.J. Spangler. 2000. Elmidae (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 421-438.

Schatz, H. 2002. The Oribatida literature and the described oribatid species (Acari) (1758-2001) - an analysis. *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz* **74**:37-45.

Scheller, U. 2002. Pauropoda y Symphyla, en J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 429-437.

Secretaría de Salud. 2001. *Farmacopea herbolaria de los Estados Unidos Mexicanos*. Comisión Permanente de la Farmacopea de los Estados Unidos Mexicanos, Secretaría de Salud, México.

Segura-Puertas, L., E. Suárez-Morales y L. Celis. 2003. A checklist of the Medusae (Hydrozoa, Scyphozoa and Cubozoa) of Mexico. *Zootaxa* **194**:1-15.

Sharkey, M.J., y F. Fernández. 2006. Biología y diversidad de Hymenoptera, en F. Fernández y M.J. Sharkey (eds.), *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. Sociedad Colombiana de Entomología-Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, pp. 93-113.

Shaw, M.R., y T. Huddleston. 1991. Classification and biology of braconid wasps (Hymenoptera: Braconidae) *Handbooks for the Identification of British Insects* **7**:1-126.

Shreve, F. 1951. Vegetation of the Sonoran Desert. *Carnegie Institute of Washington Publications* **591**:1-192.

Sibley, G.C., y J.A. Ahlquist. 1990. *Phylogeny and classification of birds: A study in molecular evolution*. Yale University Press, New Haven.

Slater, J.A., y H. Brailovsky. 2000. Lygaeidae (Hemiptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero

(eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 319-333.

SNIB-CONABIO. 2005. Datos de distribución estatal del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad para Aves. CONABIO, México.

SNIB-CONABIO. 2007. Datos taxonómicos del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad para Algas. CONABIO, México.

SNIB-CONABIO. 2008. Datos de distribución estatal del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad para Anfibios y Reptiles. CONABIO, México.

Solís, M.A. 1996. Pyraloidea (Lepidoptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 521-530.

Solís, V. 2002. Colección Poliquetológica de México. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto T022.

Sosa, V. (ed.). 1978-2008. *Flora de Veracruz* (serie en fascículos). Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos-Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.

Souza-Kury, L. 2000. Oniscidea, en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 239-246.

Standley, P.C. 1920-1926. Trees and shrubs of Mexico. *Contributions from the United States National Herbarium* **23**: 1-1721.

Standley, P.G., y L.O. Williams. 1946-1976. *Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany*, vol. 24, Chicago Natural History Museum, Chicago.

Stork, N.E. 1988. Insect diversity: Fact, fiction and speculation. *Biol. Jour. Linn. Soc.* **35**: 321-337.

Suárez-Morales, E., J.W. Reid y R. Gasca. 2000. Copepoda, en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 171-190.

Szumik, C. 2002. Embioptera, en J. Llorente Bousquets, y J.J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Ecosur-Bayer, México, pp. 441-448.

Téllez, O. 2008. Base de datos de las Fabaceae y Caesalpiniaceae (*sensu* Cronquist) y Dioscoreaceae de México. FES Iztacala, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto DS001 (en seguimiento).

Thomas, D.B. 2000. Pentatomidae (Hemiptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 335-352.

Toledo, V.M. 1993. La riqueza florística de México: un análisis para conservacionistas, en S. Guevara, P. Moreno-Casasola y J. Rzedowski (eds.), *Logros y perspectivas del conocimiento de los recursos vegetales de México en vísperas del siglo XXI*. Instituto de Ecología, A.C.-Sociedad Botánica de México, Xalapa, pp. 109-123.

Triapitsyn, S.V., J.M. Coronado B. y E. Ruiz C. 2004. Mymaridae (Hymenoptera), en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 743-746.

Trjapitzin, V.A., E. Ruiz C. y J.M. Coronado B. 2004. Encyrtidae (Hymenoptera), en J. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas F. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México, pp. 735-742.

Turnbull, A.L. 1973. Ecology of the true spiders (Araneomorphae). *Ann. Rev. Ent.* **18**: 305-348.

Uetz, P. 2002. The EMBL Reptile DataBase, en <*http://www.reptile-database.org*>.

UICN. 2004. The 2004 IUCN red list of threatened species. The World Conservation Union. Disponible en <*www.iucn.org/themes/ssc/red_list_2004/main_EN.htm*>.

Valencia-Ávalos, S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* **75**: 33-53.

Valencia-Ávalos, S., y G. Flores-Franco. 2006. Catálogo de autoridad taxonómica del género *Quercus*, Fagaceae en México. Herbario FCME, Facultad de Ciencias, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto CS008.

Vázquez, R.I. 1996. Palpigragi, Schizomida, Uropygi, Amblypygi, Solifugae y Ricinulei, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 59-82.

Villarreal-Quintanilla, J.A. 2001. *Listados florísticos de México*. XXIII. *Flora de Coahuila*. Instituto de Biología, UNAM, México.

Villaseñor, J.L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México *Interciencia* **28**: 160-167.

Villaseñor, J.L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* **75**: 105-135.

Villaseñor, J.L. 2008. Depuración de nombres de angiospermas de México. Herbario MEXU, Instituto de Biología, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto EE007.

Volk, T.J. 2001. Fungi, en S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of biodiversity*, vol. 3, Academic Press, San Diego, pp. 141-163.

Ward, R.A. 1992. Third supplement to "A catalog of the mosquitoes of the world" (Diptera: Culicidae). *Mosq. Syst.* **24**: 177-230.

Wharton, R.A., e I. Mercado. 2000. Braconidae (Hymenoptera), en J. Llorente Bousquets, E. González Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO-Bayer, México, pp. 635-647.

Wiggins, I.L. 1980. *Flora de Baja California*. Stanford University Press, Stanford.

WRI. 2004. World Resource Institute. Earth trends, environmental information, en <*www.earthtrends.wri.org*> (consultada en noviembre de 2004).

Young, P.S., y A. Ross. 2000. Cirripedia, en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 213-238.

Zaragoza, C.S., y A. Mendoza R. 1996. Malacodermata (Coleoptera), en J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México, pp. 353-368.

12 Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies

AUTORES RESPONSABLES: Patricia Koleff • Jorge Soberón
COAUTORES: Héctor T. Arita • Patricia Dávila • Óscar Flores-Villela • Jordan Golubov • Gonzalo Halffter • Andrés Lira-Noriega • Claudia E. Moreno • Elizabeth Moreno • Mariana Munguía • Miguel Murguía • Adolfo G. Navarro-Sigüenza • Oswaldo Téllez • Leticia Ochoa-Ochoa • A. Townsend Peterson • Pilar Rodríguez
AUTORES DE RECUADROS: 12.1, Salvador Contreras Balderas, Roberto Mendoza Alfaro, Carlos Ramírez Martínez • 12.2, Jorge A. Meave, Eduardo A. Pérez-García, José A. Gallardo-Cruz • 12.3, Ana M. Noguez, Héctor T. Arita, Ana E. Escalante, Larry Forney, Felipe García-Oliva, Valeria Souza
REVISORES: Jorge Lobo • Eduardo Pineda • Adriana Ruggiero

Contenido

Recuadros

Apéndices

Koleff, P., J. Soberón *et al.* 2008. Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 323-364.

Resumen

En este capítulo se evalúa el estado del conocimiento de los patrones espaciales de la diversidad de especies en México y se analizan dichos patrones en sus componentes de riqueza de especies a escala regional y local y su relación, que busca expresar la diferenciación entre hábitats en su composición de especies (diversidad beta, β). La riqueza de especies y la diversidad β son aspectos cercanamente relacionados con el área de distribución de las especies y su arreglo espacial. Se presenta una revisión de los principales estudios realizados sobre patrones especiales de la biodiversidad de la flora y la fauna de México.

Se presenta una descripción actualizada a una resolución de 0.5° de los patrones de diversidad para los vertebrados terrestres (mamíferos, aves, reptiles y anfibios) y los patrones de diversidad para los géneros nativos y endémicos de angiospermas. Todos los grupos estudiados presentan a grandes rasgos el patrón latitudinal de mayor riqueza de especies hacia el Ecuador, aunque los detalles cambian para cada taxón. Resalta además la zona de transición que representan el Eje Neovolcánico y las sierras Madre Oriental y Occidental, en donde confluyen biotas de las regiones Neártica y Neotropical y en la cual han ocurrido importantes eventos de especiación, que han dado lugar a una elevada concentración de endemismos, es decir, especies con áreas de distribución restringida en sentido estricto.

En el caso de los vertebrados terrestres, prácticamente en todas las celdas de la retícula utilizada hay una proporción superior de especies de aves respecto de los otros grupos. La excepción la constituye una región en el norte del país que contiene una mayor proporción de especies de mamíferos. Esto se traduce en la existencia de celdas de 0.5° donde es posible encontrar hasta 60% de las aves residentes de México, mientras que no es posible encontrar celdas de 0.5° con más de 20% del total de las especies de anfibios o de reptiles debido a que sus áreas de distribución son en promedio más restringidas que las de las aves y los mamíferos (*i.e.* mayor diversidad β en esos dos grupos). El hecho de que ninguna región relativamente pequeña del territorio contenga una proporción alta de la herpetofauna mexicana, aunado a que la distribución de las agregaciones de especies con áreas de distribución restringida no es coincidente para todos los grupos, tiene profundas implicaciones para la conservación, ya que significa que no es factible usar unos grupos para priorizar sobre otros. Esto es más evidente si solo se consideraran las aves y los mamíferos para priorizar sobre otros grupos con áreas de distribución más restringidas.

En el caso de las plantas, esta primera aproximación en el nivel de género ha revelado patrones generales de gran interés, mostrando que además de la gran riqueza de géneros hay una elevada diversidad β, relacionada con los altos niveles de endemismo.

Se concluye que el estudio de los patrones de distribución de la biodiversidad tiene importantes implicaciones tanto para entender cómo se estructuran los ensamblajes de especies y sus determinantes de los procesos que subyacen, como en la planificación de la conservación y el manejo del patrimonio natural de México.

12.1 Introducción

Una de las características más conspicuas de la biodiversidad es que no se distribuye de manera homogénea, por lo que los patrones espaciales de la diversidad de especies y los procesos asociados a los mismos han sido objeto de estudio desde hace mucho tiempo y desde diferentes escalas y enfoques, tales como la ecología de comunidades (*e.g.* Krebs 1978; Begon *et al.* 1990), la biogeografía (*e.g.* Rapoport 1975; Pielou 1979; Simberlof 1983; Murguía 2005a) y más recientemente desde la perspectiva de la macroecología (*e.g.* Brown 1995; Gaston y Blackburn 2000), e integrando varios enfoques (*e.g.* Magurran 1988; Rosenzweig 1995). El denominador común en todos estos estudios finalmente subyace en el conocimiento de las áreas de distribución de las especies y su arreglo espacial.

Dado que en el capítulo 2 de este mismo volumen se presenta un enfoque de biogeografía histórica, aquí se usará una perspectiva macroecológica, que busca comprender los patrones y procesos a escalas regionales que estructuran los ensamblajes de las especies. Este capítulo describe los patrones geográficos de la diversidad biológica para los grupos mejor conocidos en México. Desde este enfoque, uno de los indicadores de la diversidad biológica más ampliamente estudiado es el número de especies que habitan una región específica (Gaston 1996). El número de especies de un taxón superior presentes en una localidad se conoce como diversidad alfa (α). Esta definición asume que existe cierta "homogeneidad" en la localidad, de manera que α es la riqueza biológica en un determinado hábitat (Whittaker 1960, 1972). Obviamente, la escala local[1] depende del taxón en cuestión y puede ser una unidad de centímetros cúbicos, para bacterias, o

de kilómetros cuadrados, para vertebrados (Whittaker *et al.* 2001). Sin embargo, la diversidad α se ha definido solo como una medida del número de especies que habitan un espacio, sin considerar los procesos que subyacen, que incluso pueden ser de escalas regionales (Loreau 2000). La definición de diversidad α también supone un concepto de temporalidad, ya que las especies que se han registrado en una región cualquiera están referidas a un periodo relativamente corto en el cual las condiciones del hábitat han permanecido relativamente estables. Así, el concepto de diversidad α implica una consideración sobre la predominancia de factores locales (ecológicos) "relativamente homogéneos" sobre los factores biogeográficos o evolutivos, o en torno a la heterogeneidad intrínseca a grandes regiones espaciales, en la determinación del número de especies. La riqueza de especies de un conjunto de localidades (el *"pool"* de especies a escala regional) es la diversidad gamma (γ), es decir, representa la diversidad de un conjunto de sitios o comunidades que integran un paisaje (Halffter y Moreno 2005). Esta definición depende de la selección del área de estudio. El factor por el que la riqueza de especies de una región excede a la riqueza de especies promedio ($\overline{\alpha}$) de las localidades en dicha región fue definida por Whittaker (1960) como la diversidad beta (β_w), es decir,[2]

$$\beta_w = \frac{\gamma}{\overline{\alpha}}$$

Los conceptos de diversidad α, β y γ se han extendido a diferentes escalas y en la práctica los términos local y regional se usan en sentido relativo, de modo que la diversidad α es la riqueza a una escala de resolución más fina[3] que la diversidad γ; mientras que la diversidad β es la relación entre el número de especies en una región y el promedio de las diversidades α de las localidades que contiene dicha región, y es el indicador que refleja la heterogeneidad ecológica entre las diferentes subunidades de la región.

La diversidad β se ha usado para referir diversos conceptos muy relacionados, como recambio espacial en composición de especies (*e.g.* Koleff 2002), diferenciación de dos ensambles de especies (*e.g.* Mourelle y Ezcurra 1997; Pineda *et al.* 2005), para identificar zonas de transición (*e.g.* Williams 1996) y escalamiento de la diversidad (Rodríguez 2006), entre otros. Como consecuencia de esta variedad de conceptos a los que se refiere β, varios autores han desarrollado diferentes métodos y medidas para evaluar este componente de la diversidad (véanse revisiones recientes en Koleff *et al.* 2003b; Koleff 2005), pero básicamente todos los métodos implican la definición de una región subdividida, más o menos arbitrariamente, en subregiones ("localidades"); no obstante, al comparar las diversidades α de dos localidades idealmente deben usarse áreas del mismo tamaño, considerando la conocida relación especies-área (descrita por Arhennius en 1921, conocida como SAR, del inglés *Species Area Relationship*, véase Harte y Kinzing 1997).

La diversidad α promedio y el componente β de la diversidad regional son dos cantidades altamente informativas, que se ven afectadas por diferentes conjuntos de factores (Schmida y Wilson 1985; Cornell y Lawton 1992; Rodríguez *et al.* 2003), que no necesariamente se correlacionan entre sí (Orme *et al.* 2005), pero que estrictamente no podemos separar ya que interactúan a diferentes escalas (Koleff 2002).

Por otra parte, se ha demostrado matemáticamente que β_w representa el inverso de la proporción del área de la región que en promedio habitan las especies (Routledge 1977; Rodríguez *et al.* 2003; Soberón *et al.* 2005). Esta relación implica que una región con valores altos de β_w es aquella donde las especies ocupan, en promedio, extensiones menores de la región considerada.

Sabemos que la diversidad que alberga México es excepcional en su variedad de ecosistemas y número de especies, de las cuales una alta proporción es endémica, lo que desde la perspectiva geopolítica implica que se distribuyen exclusivamente en nuestro territorio (véanse, por ejemplo, los capítulos 1 y 11 de este mismo volumen, y Peterson y Watson 1998). Esta diversidad de especies forma complejos patrones espaciales que se hacen evidentes en los contrastantes cambios de vegetación y de paisajes con diferente composición de especies entre sitios relativamente cercanos. Un mejor entendimiento de los patrones de distribución de las especies es un aspecto esencial, no solo para los estudios básicos de ecología sino también para la conservación de las especies; en particular, el componente β captura un aspecto de los patrones de la diversidad cuyo estudio es central para entender los patrones geográficos de la riqueza de especies (Koleff 2002). La alta diversidad β de muchos grupos biológicos en nuestro país tiene importantes implicaciones para la biología de la conservación y en el manejo y la planeación estratégica de identificación de sitios prioritarios para preservar nuestro patrimonio biológico (Sarukhán *et al.* 1996), pues implica que para la conservación de una parte representativa de la biodiversidad se requiere una red de áreas protegidas con mayor número de sitios. Más difícil aún resultaría pensar en la comple-

mentariedad y la completitud de las especies protegidas bajo algún instrumento de protección (véase el capítulo 17 del volumen II).

12.2 Antecedentes

Diversos estudios han documentado los patrones espaciales de riqueza de especies, desde diferentes enfoques y escalas. En esta sección se presenta un recuento de los estudios hechos a partir de la década de los noventa, a pesar de que los estudios de patrones de diversidad a escala continental comenzaron en los sesenta o setenta (*e.g.* Simpson 1964; Rapoport 1975). Sin embargo, en las últimas décadas los trabajos de análisis de grandes matrices de datos se incrementaron notablemente gracias a los avances en la informática de la biodiversidad.

12.2.1 Estudio de los patrones generales a escala global

Considerando desde los estudios más generales hasta los realizados para el país o una región del mundo, las investigaciones de riqueza de especies albergadas en unidades geopolíticas a escala mundial (*e.g.* Mittermeier y Goettsch 1992; Gaston y Blackburn 2000) hacen notar que para muchos grupos de organismos hay una menor concentración de especies hacia los polos, en las regiones altas de las montañas y en las zonas más secas del mundo. Sin embargo, estos patrones son muy gruesos y se sabe bien que al refinar la escala de estudio y pasar de escalas globales a escalas regionales y nacionales, los patrones son más complejos. Algunas de estas ideas se conocen desde los trabajos de Von Humboldt, Wallace, Darwin y Sclatter.

En la literatura científica reciente existen cientos de publicaciones que incluyen temas de taxonomía, sistemática, biogeografía, conducta y conservación que brindan información general (básicamente listados de especies) sobre la riqueza de especies en una región, aunque algunos incluyen el estudio de los patrones espaciales y sus determinantes.

Con el desarrollo de programas bioinformáticos se incrementaron los estudios de los patrones espaciales usando gradillas (usualmente de áreas del mismo tamaño), las cuales se han ido refinando conforme se incrementan los datos disponibles y las capacidades informáticas. Así, por ejemplo, *WorldMap*, desarrollado por Paul Williams en el Museo de Historia Natural del Reino Unido, fue uno de los programas más usados en la década pasada en estudios a escala mundial (Williams 1996) o continental (Jetz y Rahbek 2002), o por ejemplo en los estudios de las aves del continente americano (Blackburn y Gaston 1996), para Picidae y Psittacidae (Koleff y Gaston 2001) así como Tytonidae y Strigidae (Koleff *et al.* 2003a), pero al no ser un programa de libre acceso, sin duda impone limitaciones para compartir los resultados. Afortunadamente, cada vez se encuentran disponibles más programas de libre acceso, como *DivaGis*, desarrollado por el Centro Internacional de la Papa, Perú (CIP, 2006-2007) y *Spatial Analysis in Macroecology* (SAM, Rangel *et al.* 2006).

12.2.2 La visión amplia de los patrones de diversidad de la biota de México

Los estudios del componente α

En nuestro país se han realizado compilaciones que han demostrado, en forma muy general, que los grandes patrones de riqueza de especies observados a escala mundial se mantienen (*e.g.* mapas en el *Atlas Nacional de México*, Flores-Villela y Gerez 1988; Ramamoorthy *et al.* 1993; Flores-Villela y Gerez 1994). Por ejemplo, hay un mayor número de especies por unidad de área hacia el sur, en el trópico húmedo, en las regiones de piedemonte de montañas, etc. Sin embargo, existen muchas excepciones debidas a la compleja historia biogeográfica del país (*e.g.* Halffter 1987; Morrone 2005). En México existen varios grupos especialmente ricos en los desiertos, como las cactáceas (Dávila *et al.* 2002), patrones biogeográficos de la fauna de escarabajos determinados por las montañas (Halffter 1987, 2003) y un enorme número de endemismos y microendemismos que no necesariamente se correlacionan entre grupos taxonómicos, debido a lo complejo de los factores evolutivos que los causan (Ramamoorthy *et al.* 1993 y referencias incluidas). Por lo tanto, es necesario hacer análisis de mayor resolución que los que se habían realizado en el pasado. El primer paso en esta tarea consiste en obtener listados y mapas de distribución de los taxones de mayor resolución. Esto se ha hecho posible en los últimos diez años debido a la creciente tendencia a computarizar colecciones biológicas y al desarrollo de herramientas bioinformáticas novedosas que permiten aumentar la resolución de los datos (Soberón y Peterson 2004).

Los grupos más estudiados en el país son los vertebrados terrestres. Para la década de los noventa y lo que va

de este siglo hay en la literatura más de una docena de estudios de mamíferos terrestres que incluyen todo el grupo y cuyos análisis abarcan la totalidad del territorio nacional (Ceballos y Navarro 1991; Arita 1993 y la revisión que aparece ahí; Ceballos y Rodríguez 1993; Fa y Morales 1993; Ramírez-Pulido y Castro-Campillo 1993; Arita 1997; Arita *et al.* 1997; Ceballos *et al.* 1998; Arita y Figueroa 1999; Rodríguez 1999 y la revisión que aparece ahí; Arita y Rodríguez 2002; Ceballos y Oliva 2005).

Los trabajos de la avifauna a escala nacional se han hecho en su mayoría con un enfoque de biogeografía histórica (*e.g.* Navarro-Sigüenza 1992; García-Trejo y Navarro-Sigüenza 2004); aunque también con enfoques regionales se han llevado a cabo diversos análisis con aves (*e.g.* Navarro-Sigüenza 1992; García-Trejo y Navarro-Sigüenza 2004; Gómez de Silva 2005; Rodríguez 2007; Lira-Noriega *et al.* 2007).

Dentro de los estudios de herpetofauna existen los trabajos de Flores-Villela (1991; 1993b), Flores-Villela *et al.* (2005), Urbina-Cardona y Reynoso (2005) y Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2006). Este último incluye por primera vez el uso de mapas de alta resolución obtenidos mediante técnicas de modelación de nichos ecológicos, para prácticamente todas las especies conocidas de anfibios y reptiles, y en él se estudia el efecto de la escala en los patrones de riqueza de especies y endemismo para las dos clases de vertebrados. Otro de los pocos estudios comparativos entre escarabajos, ranas y murciélagos para valorar los efectos de la fragmentación y acciones antrópicas en agroecosistemas es el de Pineda *et al.* (2005). La distribución espacial de especies de peces se trata en el recuadro 12.1.

Los estudios de plantas han sido más escasos y con enfoques más específicos; a una escala nacional podemos mencionar, por ejemplo, el trabajo de gran visión de Rzedowski (1991); con mayor detalle geográfico pero reducido a dos géneros de plantas, *Opuntia* y *Agave*, el de Golubov *et al.* (2005), y para las selvas bajas caducifolias el de Trejo (2005). En otros estudios se ha propuesto el uso de niveles taxonómicos superiores como indicadores de su distribución, como ha ocurrido con algunos trabajos que emplean el nivel de género (Villaseñor *et al.* 2005; Soberón *et al.* 2007) y de familia (Hernández y Bárcenas 1995, 1996; Pérez-García *et al.* 2005).

Los estudios del recambio de especies entre diferentes localidades, relacionado directamente con la sobreposición de áreas de distribución de especies dentro de una región de estudio, al que se le refiere en general como el estudio del componente β de la diversidad, a pesar de haberse desarrollado de manera más pausada en el mundo, en México ha llevado a la publicación de una serie de contribuciones recientes sobre el tema (Halffter *et al.* 2005). Esta contribución muestra la importancia de los estudios de diversidad a distintas escalas de espacio y tiempo. Una de las principales conclusiones es que hay una clara tendencia a incorporar cada vez más el componente β en los análisis de la diversidad, y de manera incipiente en el tema de la conservación de la biodiversidad (Halffter *et al.* 2005).

Recuadro 12.1 Distribución espacial de las especies de peces

Salvador Contreras Balderas, Roberto Mendoza Alfaro, Carlos Ramírez Martínez

El mosaico de ecosistemas de nuestro país ha desempeñado un papel muy importante en el desarrollo de las comunidades acuáticas. México tiene una posición privilegiada ya que en su territorio se presentan dos grandes regiones biogeográficas: la Neotropical y la Neártica, y una amplia zona de transición. Por otra parte, cuenta con diferentes vertientes (Océano Pacífico, Golfo de California, Golfo de México y Mar Caribe), numerosas cuencas en cada una, además de innumerables cuencas interiores, y complejas orografía y topografía que presentan variaciones en elevación sobre el nivel del mar hasta 5 500 m, aunque los peces solo alcanzan distribuciones hasta 3 000 m aproximadamente. Asimismo, sus océanos tienen profundidades variadas (mayores a los 4 000 m). La gran extensión latitudinal del país, que va de 32° 30′ N (en el NW) a 14° 30′ (en el SE), presenta una zona de aislamiento del altiplano de la Mesa central que contiene la importante fauna del Río Lerma así como la de la Cuenca del Río Bravo, y la adaptación de varios grupos marinos a corrientes de agua dulce. Todo esto explica la existencia en México de una de las mayores diversidades de peces del planeta.

Se conocen aproximadamente entre 30 200 (Froese y Pauly 2008; datos del World Resources Institute, 2003) y 32 500 (Nelson 2006) especies de peces (Figs. 1 y 2) en el planeta. En México se han registrado 2 327, *i.e.* entre 7.01 y 7.64% de ese total. De ellas, 1 782 especies son marinas (aunque este número está sin duda subestimado), 545 dulceacuícolas, 118 introducidas, y de 330 a 335 endémicas (solo en aguas continentales); 503 arrecifales, 225 pelágicas y 311 demersales.

Recuadro 12.1 [*continúa*]

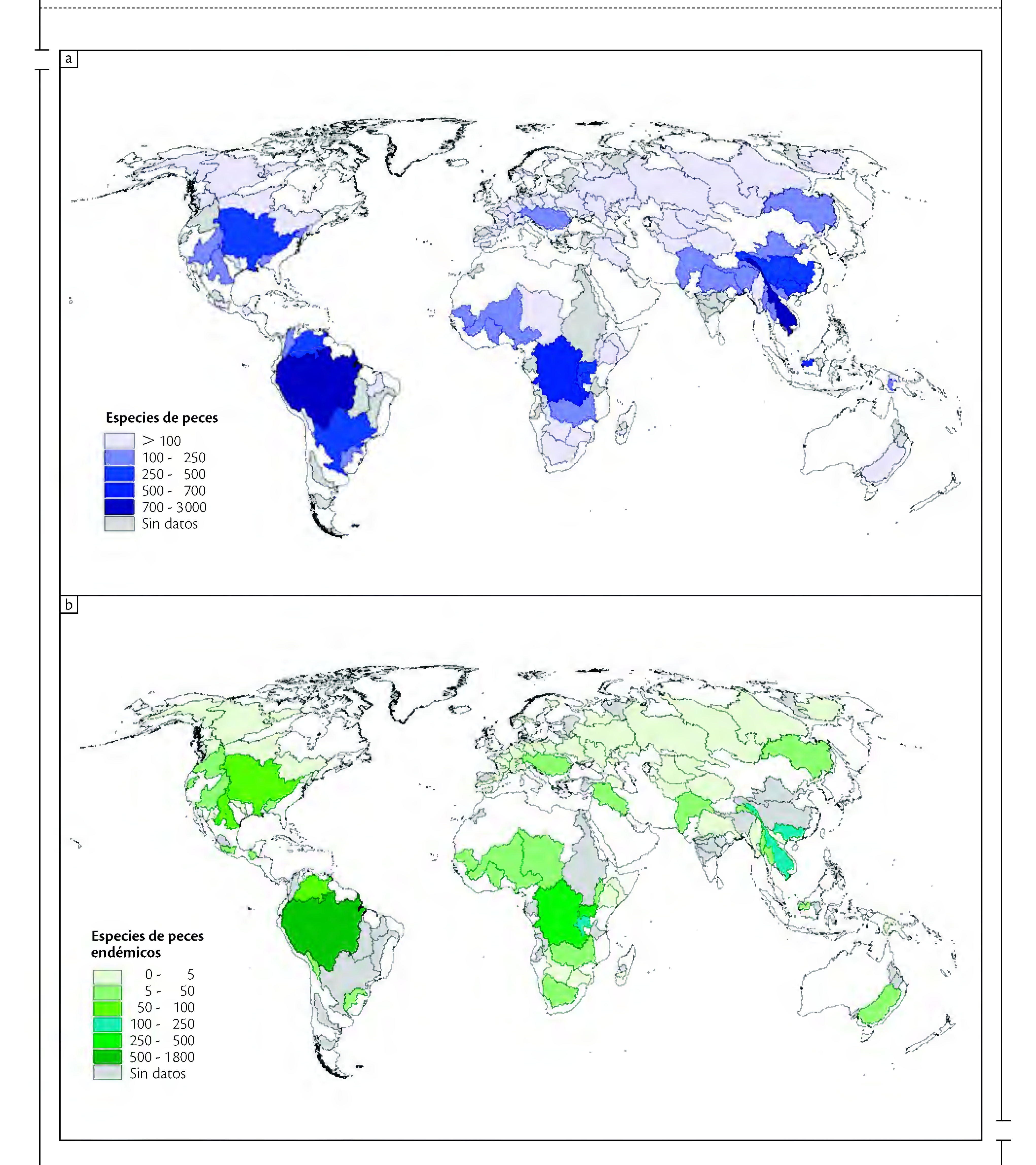


Figura 1 Especies de peces en diferentes regiones del mundo **(*a*)** totales y **(*b*)** endémicas (World Resources eAtlas, datos del World Resources Institute 2003).

Recuadro 12.1 [*continúa*]

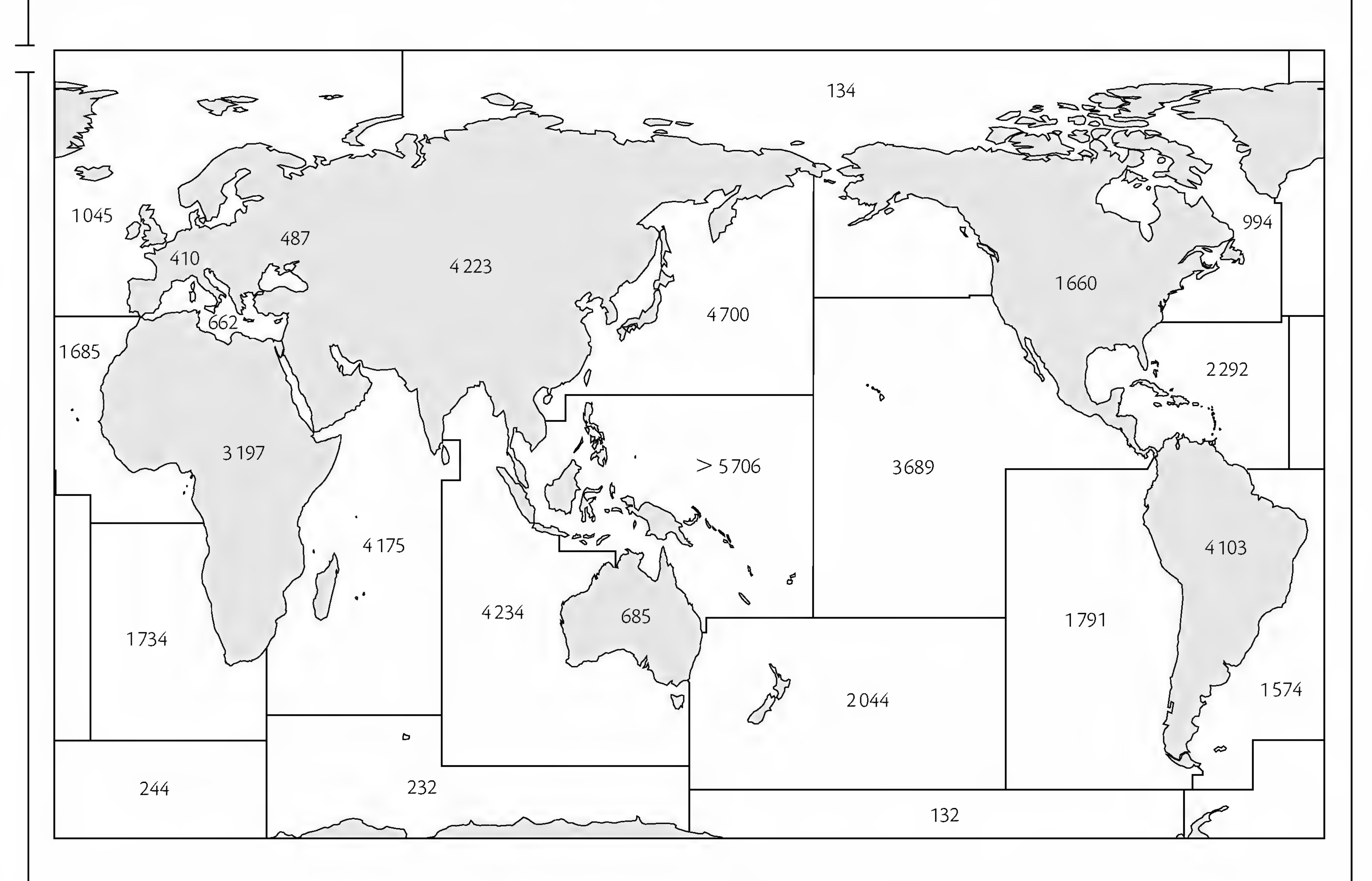


Figura 2 Número de especies de peces en el mundo, por áreas de la FAO (Froese 2000).

Hay 182 especies enlistadas en alguna categoría de riesgo en la NOM-059-SEMARNAT- 2001 (Semarnat 2002), de las cuales 145 son endémicas y 116 dulceacuícolas. A la fecha se han extinguido 21 y siete están extirpadas del país (Contreras-Balderas, en revisión).

Las aguas continentales de México cuentan con 50 familias de peces, 155 géneros, y 540 a 545 especies (modificado de Miller *et al*., 2005; Contreras-Balderas, en revisión) con características y preferencias sumamente diversificadas. Esto representa 60% de las 950 especies de peces continentales de América del Norte (Gilbert 1976) y 4.5% de las 12 000 de peces dulceacuícolas conocidas en el planeta (Darwall 2005), lo que revela la importancia de la ictiofauna de México debido a la riqueza de especies, pero principalmente por su gran número de endemismos (Olson *et al*. 1995; Fig. 1).

Un primer enfoque en el nivel de familia desde los puntos de vista biogeográfico y ecológico, muestra que los elementos Neárticos primarios son dominantes y en mayor número en el norte del país, mientras que los secundarios dominan en el Neotrópico sureño, con una gran masa de especies periféricas compartidas con el norte. Esta comparación se muestra en el cuadro 1.

La distribución de tales especies dulceacuícolas no es equilibrada en las regiones mexicanas, ya que las vertientes del Golfo de México (299 especies) son más ricas que las del Océano Pacífico (203), mientras que en las interiores existen unas 40 o 45 especies. Esencialmente, la parte continental tiene más especies que las penínsulas: Baja California solo tiene 45 especies (ninguna primaria, tres secundarias y 42 periféricas, sin contar el Río Colorado, que es continental) y Yucatán 86 (cuatro primarias, 35 secundarias y 47 periféricas). El endemismo se considera un buen indicador de la biodiversidad, y de acuerdo con WWF, de las regiones dulceacuícolas sobresalientes en el mundo, 16 se encuentran en Norteamérica, nueve de las cuales se localizan en México (Revenga *et al*. 2000). Es notable que aun dentro de las divisiones anteriores se conocen áreas menores con ictiofauna peculiar. Entre ellas el endemismo es alto, como en la Faja

Recuadro 12.1 [*concluye*]

Cuadro 1 Cuantificación de las familias y especies de peces nativos continentales de México, según su origen biogeográfico y ecológico

Grupos	Neárticas	Neotropicales	Subtotal
Primarias	*5/133	4/17	9/150
Secundarias	3/82	5/149	8/231
Periféricas	31/161	0/0	31/161
Total	**39/376**	**9/166**	**48/542**

* Los valores en la proporción se refieren a familias/especies.
Especies primarias: estrictamente de agua dulce.
Especies secundarias: especies de aguas salobres.
Especies periféricas: especies de alta salinidad, generalmente de afinidad marina.

Volcánica, donde tienen dominancia los atherinópsidos y goodeidos, en Catemaco, donde prácticamente las ocho especies son endémicas, y en Cuatrociénegas, donde más de la mitad (12 de 18 especies) son endémicas o aún no se han descrito.

Por otra parte, la riqueza de especies marinas se debe en gran parte a la importante extensión de los mares y océanos de México. Así, con una superficie de 1 138 980 km^2, el Golfo de México es el noveno cuerpo de agua en el mundo (McEachran y Fechhelm 1998). Tiene 539 especies (Dickson y Moore 1998), 15% del total de las especies marinas conocidas. El Golfo de California tiene una superficie de 247 000 km^2 y profundidades mayores a los 3 000 m, y en sus aguas habitan más de 875 especies de peces —que representan 145 familias y 446 géneros— de las cuales 77 son consideradas endémicas (Findley *et al.*, 1996). México igualmente comparte el Mar Caribe, el segundo en extensión en el mundo, con 2 515 900 km^2, con otras naciones, mar que alberga 1 172 especies (1 553, de acuerdo con Froese y Pauly 2008) de las cuales 253, es decir 22%, son endémicas de esta región.

Finalmente, existen grandes vacíos de información sobre la diversidad de peces demersales y abisales marinos y de la ictiofauna cavernícola del país.

Los estudios del componente β

Los estudios que utilizan datos de la biota mexicana que han considerado explícitamente a β suman decenas.[4] El principal enfoque ha sido la descripción de los patrones y en menor medida la búsqueda de variables relacionadas con este componente de la diversidad (Halffter *et al.* 2005). Entre estos estudios podemos citar el trabajo de Trejo (2005) que analiza los patrones de β de las selvas caducifolias de México, el de Balvanera (1999) que estudia la diversidad β de los árboles de un bosque tropical caducifolio a una escala local, y a escalas de paisaje los trabajos de Pérez-García *et al.* (2005, véase el recuadro 12.2) y Williams-Linera *et al.* (2005). La investigación de Golubov *et al.* (2005) antes mencionada también estudia el componente β en dos grupos de plantas.

En lo que corresponde a la fauna de vertebrados destacan los estudios realizados para los mamíferos a escala nacional (Rodríguez 1999; Arita y Rodríguez 2002; Rodríguez *et al.* 2003), así como a escalas de paisaje (Halffter y Moreno 2005); para las aves (Lira-Noriega 2006; Rodríguez 2007); para la herpetofauna del país a escala nacional (Flores-Villela *et al.* 2005; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela 2006) y de paisaje (*e.g.* Pineda *et al.* 2005; Urbina-Cardona y Reynoso 2005).

Los grupos de invertebrados han sido más escasamente estudiados; no obstante se cuenta con el trabajo de Soberón *et al.* (2005) para mariposas diurnas (Papilionoideae y Pieridae), así como los estudios sobre los escarabajos del estiércol, que son de los indicadores más empleados para evaluar el estado de conservación de los ecosistemas: Escobar (2005) y Favila (2005).

Noguez *et al.* (2005) realizaron un estudio novedoso que aplicó la perspectiva macroecológica a comunidades de microbiota del suelo en una localidad de la selva baja caducifolia en Chamela (véase el recuadro 12.3).

Recuadro 12.2 Diferenciación florística y diversidad β en un paisaje tropical complejo

Jorge A. Meave, Eduardo A. Pérez-García, José A. Gallardo-Cruz

La diversidad beta (β) es el marco conceptual del estudio de las similitudes y las diferencias entre comunidades bióticas y permite cuantificar la diferenciación taxonómica entre ellas (*e.g.* Moreno y Halffter 2001). Como el análisis de la diversidad β se ha centrado en sus aspectos numéricos, con frecuencia se ha dejando de lado el trasfondo biológico de los problemas abordados (Wilson y Shmida 1984). Numerosos factores del medio abiótico (*e.g.* litología superficial, relieve, exposición de laderas, etc.) provocan heterogeneidad en la vegetación de un paisaje (Stoutjesdijk y Barkman 1992). El estudio de la vegetación en un paisaje permite relacionar cambios en la composición de especies con variables ambientales a escalas espaciales intermedias (mesoescala). Con el fin de analizar aspectos biológicos de la diversidad β, a continuación se sintetizan tres estudios realizados en un paisaje del trópico estacionalmente seco.

Los estudios se realizaron en los alrededores de Nizanda (16° 39′ N, 95° 00′ W), en la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec (Oaxaca, sur de México). La región comprende un paisaje de tierras bajas de 100 a 300 msnm. El clima es cálido (temperatura media = 25° C), subhúmedo, con régimen de lluvias en verano (*ca.* 1 000 mm de precipitación anual). La época seca es muy marcada y dura unos seis meses. El sustrato rocoso es principalmente metamórfico (filitas del Mesozoico), mezclado con calizas cretácicas. La vegetación es un mosaico de comunidades que incluye desde selvas medianas subperennifolias y bajas caducifolias hasta sabanas y matorrales xerófilos (Pérez-García *et al.* 2001).

Los estudios que se presentan tienen como base común un inventario florístico regional elaborado durante 10 años (Pérez-García *et al.* 2005) y un conjunto numeroso de muestras de vegetación (parcelas de 100 m^2) donde se han registrado datos de presencia/ausencia de las especies. La diferenciación florística entre parcelas se evaluó calculando similitudes (y disimilitudes) entre ellas por medio del índice de Sørensen (IS). Además, la diversidad β fue evaluada usando el índice de Whittaker (Whittaker 1972) ($\beta_w = \gamma/\overline{\alpha}$). Se realizaron clasificaciones de las parcelas por medio del método de Ward, con distancias euclidianas (o su cuadrado) como algoritmo de disimilitud.

Efecto de la exposición y la altitud sobre la heterogeneidad de la selva baja caducifolia

La selva baja caducifolia (SBC) es la comunidad mejor representada en Nizanda y también la más variada. El primer estudio analizó los efectos de la altitud y la exposición sobre la heterogeneidad florística en el Cerro Verde, una elevación prominente del área (*ca.* 450 m). Los datos se obtuvieron en 30 parcelas distribuidas en tres pisos altitudinales (bajo, medio, alto) y en las dos laderas principales (N y S), cuya combinación resultó en seis grupos ambientales. Se calculó el índice β_W para el total de las muestras, por ladera, por piso altitudinal y por grupo ambiental. Además, se evaluaron los efectos de la separación espacial y de la altitud sobre la diversidad β, comparando las disimilitudes promedio entre cuadros de un mismo piso altitudinal con las calculadas entre parcelas de diferentes elevaciones.

Solo en la ladera norte el recambio de especies asociado a la altitud fue mayor que el producido por la separación espacial (dentro de un mismo piso). Tanto los pisos bajos como los altos de cada ladera fueron muy similares a su respectiva contraparte, es decir, la orientación no fue determinante en la diferenciación florística en dichas zonas. Sin embargo, en la porción media del cerro la diferenciación sí dependió de la orientación: las parcelas intermedias del lado sur se agruparon con las bajas, pero las del norte lo hicieron con las altas (Fig. 1). β_W varió poco entre grupos ambientales (de 2.71 a 2.92). Se encontró un fuerte recambio de especies entre todos los conjuntos analizados, lo que permite entender cómo se alcanza una riqueza elevada (γ = 194 especies/3 000 m^2), a pesar del bajo valor número promedio por grupo (85.5 especies/500 m^2). En la clasificación de las parcelas se formaron dos grandes conjuntos, quedando casi completamente separadas las parcelas más altas de las más bajas. Las parcelas intermedias quedaron repartidas según su orientación en dichos conjuntos. En síntesis, la mayor variación florística se presentó a lo largo del gradiente altitudinal pero la tasa recambio dependió de la exposición.

Diferenciación florística en enclaves de vegetación xerofítica

En la región hay un sistema de enclaves de vegetación xerofítica (EVX) asociado a los afloramientos calizos. La configuración fragmentada del sistema permitió analizar los efectos de la separación espacial y de la heterogeneidad ambiental (gradiente edáfico) sobre la diversidad β. En los EVX se delimitaron tres comunidades vegetales (Pérez-García y Meave 2004): selva baja caducifolia (SBC) en suelo desarrollado

Recuadro 12.2 [*continúa*]

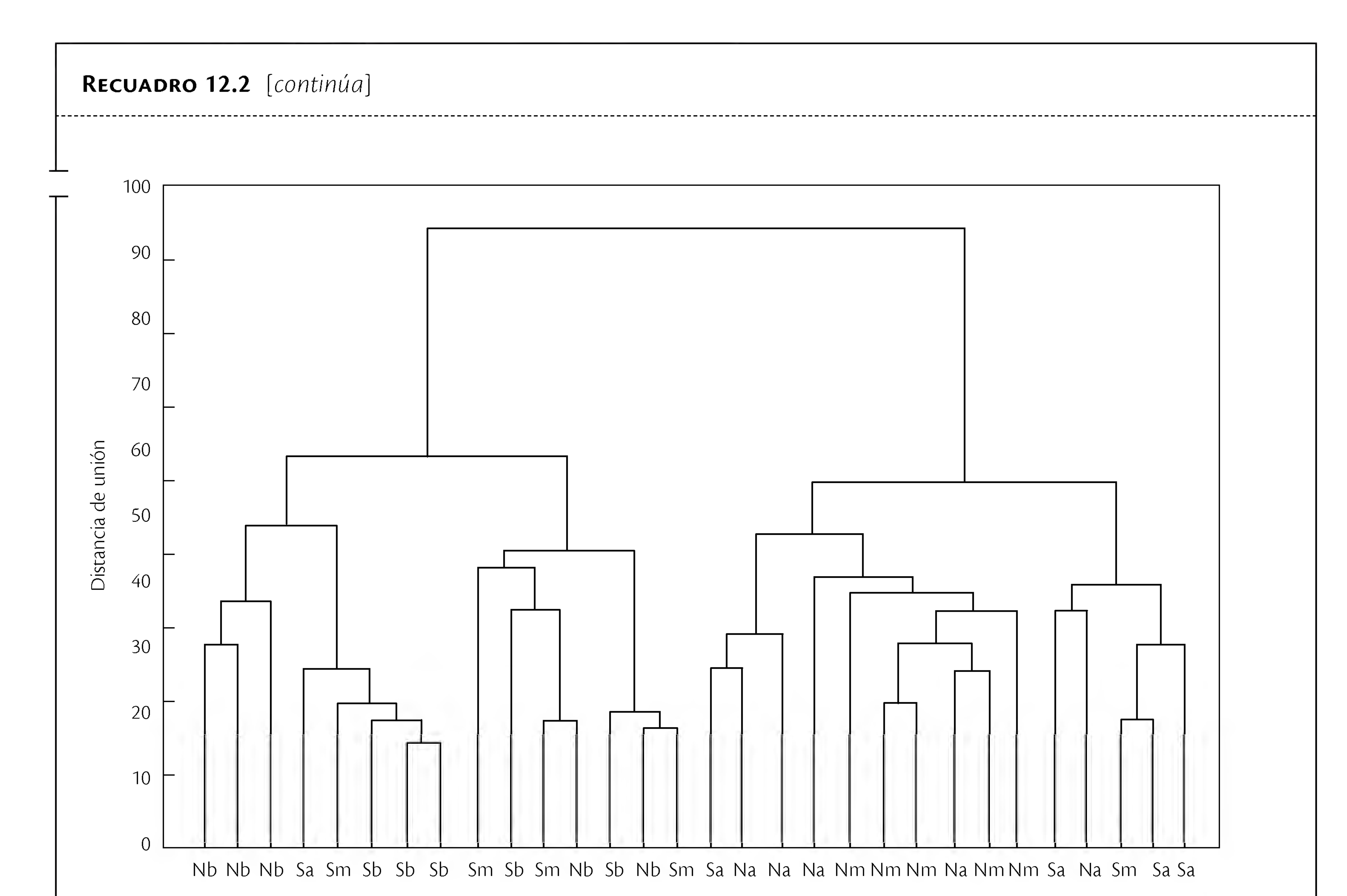


Fig. 1 Clasificación de las parcelas de muestreo del Cerro Verde.
Nota: para cada muestra se indica su exposición (N, S) y piso altitudinal (b = bajo, m = medio, a = alto).

(SBCs), SBC en roca expuesta (SBCr) y matorral xerófilo (MX). El análisis se basó en datos de 27 parcelas de muestreo repartidas en las tres comunidades (nueve por comunidad). Los índices β_W fueron calculados: *1*] para los 27 cuadros; 2] por comunidad, y 3] para series de tres cuadros ordenados siguiendo los gradientes ambiental y espacial en cada EVX. Los efectos relativos de estos dos gradientes se midieron calculando índices de similitud (IS) entre pares de parcelas de varios conjuntos: *1*] mismo EVX, misma comunidad; 2] mismo EVX, diferente comunidad; 3] diferente EVX, misma comunidad, y *4*] diferente EVX, diferente comunidad.
Las 214 especies registradas en todo el sistema se distribuyeron de forma desigual entre comunidades: SBCs (160 especies), SBCr (108) y MX (32). El valor de β_W fue bajo para el MX (3.10), intermedio para las dos comunidades arbóreas (SBCr = 4.23; SBCs = 4.31) y alto (8.58) para el conjunto total. Al comparar el recambio florístico dentro y entre comunidades, el promedio de β_W fue mayor entre comunidades (2.54) que dentro de ellas (2.00), y el análisis de series de tres parcelas por EVX mostró que en promedio las especies se acumulan a una tasa más alta a lo largo del gradiente edáfico que a través del espacio. La similitud fue mayor entre pares de parcelas ubicadas en un mismo EVX que entre las de distintos EVX, mostrando así un aumento en la diversidad β con la distancia. No obstante, este efecto difirió entre comunidades, siendo más fuerte en la SBCs que en MX y SBCr. La similitud promedio de las comparaciones entre todas las parcelas de una misma comunidad (39.8%) fue de más del doble que la obtenida entre comunidades (16.7%); en contraste, la separación espacial no tuvo un efecto notable en la similitud entre comunidades.

La heterogeneidad ambiental generó la mayor diferenciación florística en el sistema; no obstante, parece haber un fenómeno aditivo de este efecto con el de la distancia, ya que ninguna combinación parcial igualó el alto valor de diversidad β obtenido para el sistema completo.

Recuadro 12.2 [*continúa*]

Diferenciación florística entre las comunidades vegetales del paisaje

Este ejemplo se basó en comparaciones de la diversidad florística entre las principales comunidades vegetales del paisaje de Nizanda, al explorar las dos cuestiones siguientes: ¿qué tan fuertes son las relaciones florísticas generales entre ellas?, y ¿hasta qué nivel de la jerarquía taxonómica se reflejan sus diferencias florísticas? Los análisis se basaron en datos de presencia-ausencia de las especies en 140 parcelas distribuidas en los diferentes tipos de vegetación. Se construyeron tres matrices (especies, géneros y familias presentes en las parcelas), lo cual permitió hacer sendas clasificaciones numéricas. Además se analizaron las similitudes florísticas (IS y el β_W) entre dichas comunidades.

La clasificación hecha para el nivel de especie distinguió grupos que coinciden bien con los tipos de vegetación definidos a partir de criterios fisonómicos (Fig. 2). Primero se agrupó la SBC con el matorral espinoso, y al conjunto así formado se incorporaron después la vegetación xerófila (matorral xerófilo y SBCr) y la vegetación ribereña (selva mediana y bosque de galería). Las parcelas de sabana mantuvieron su individualidad respecto al resto de las comunidades. En las clasificaciones hechas para los niveles de género y familia se observaron básicamente los mismos grupos. La mayor afinidad florística se encontró entre la selva mediana y la SBC (IS = 51.7%), y la mayor diferenciación se registró entre la selva mediana y el matorral xerófilo (IS = 4.7%). Con los valores del índice β_W se generó una nueva matriz cuya estructura fue muy semejante a la elaborada con los datos del IS. Aunque esto era de esperarse porque ambos índices tienen interpretaciones recíprocas

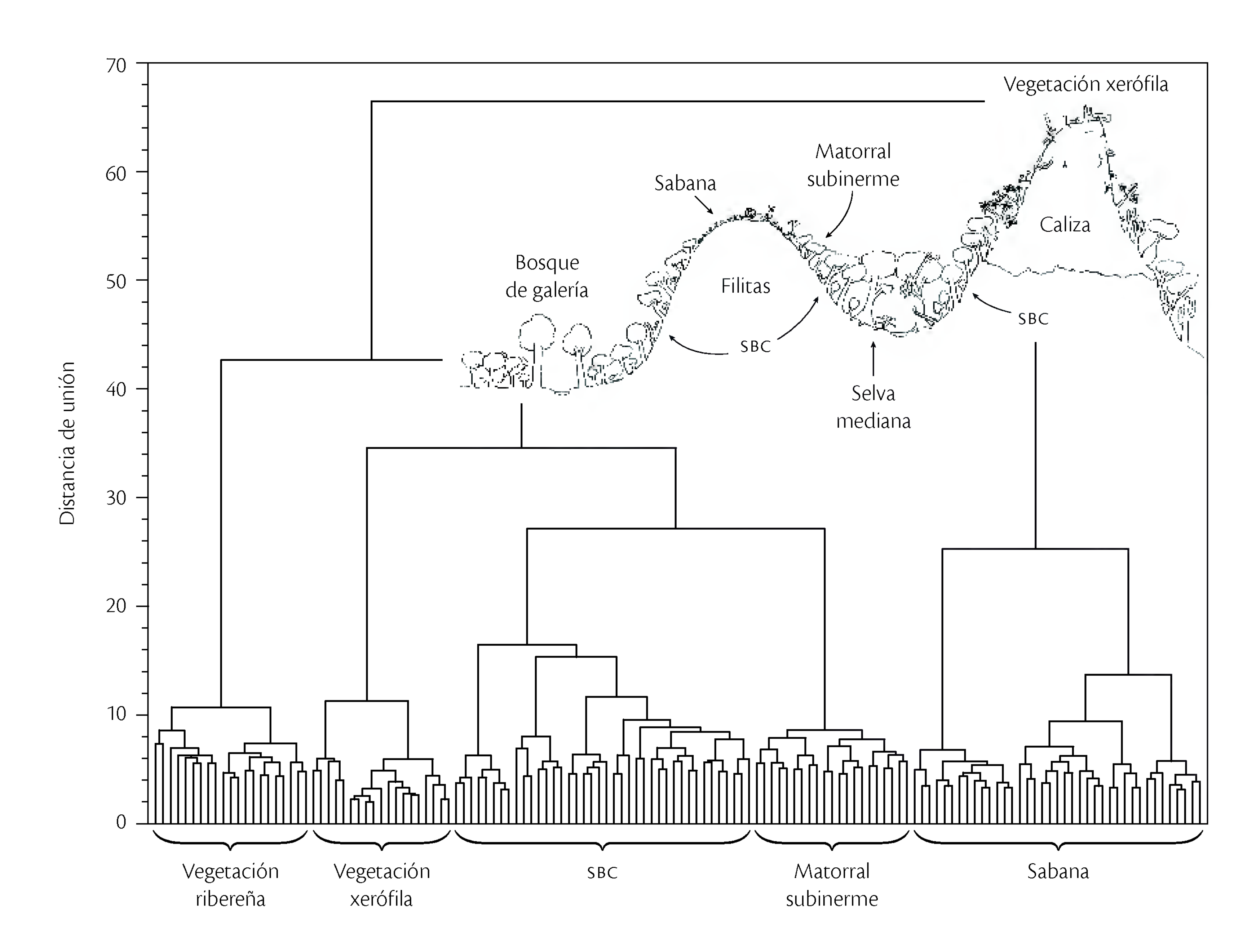


Fig. 2 Clasificación de 140 muestras de vegetación.
Nota: se muestra un perfil esquemático de la vegetación. SBC: selva baja caducifolia; la vegetación xerófila une el matorral xerófilo y la selva baja caducifolia en roca caliza; la vegetación ribereña comprende el bosque de galería y la selva mediana.

Recuadro 12.2 [*continúa*]

Cuadro 1 Diversidad β y riqueza de especies en seis tipos de vegetación primaria y en la vegetación secundaria en Nizanda

	Comunidad	Sab	SBC	MS	MX	SM	BG
Índice de Sørensen	Sab	*189*					
	SBC	14.2	*443*				
	MS	23.9	46.9	*130*			
	MX	8.7	17.7	14.7	*74*		
	SM	7.0	51.7	26.9	4.7	*317*	
	BG	7.0	20.5	21.7	6.9	29.3	*105*
Índice β de Whittaker	SBC	1.87					
	MS	1.79	1.62				
	MX	1.92	1.84	1.86			
	SM	1.93	1.59	1.76	1.95		
	BG	1.93	1.81	1.8	1.93	369	
Riqueza de especies	SBC	590					
	MS	285	465				
	MX	252	475	190			
	SM	489	604	394	382		
	BG	284	497	212	173	369	

Notas: en la diagonal principal del primer bloque se muestra la riqueza de especies de cada comunidad (en itálicas). Al comparar entre comunidades, para cada par de ellas se indica el índice de Sørensen (bloque superior), el índice β de Whittaker (bloque intermedio) y la riqueza combinada de especies (bloque inferior).

Abreviaturas: Sab: sabana, SBC: selva baja caducifolia, MS: matorral subinerme, MX: matorral xerófilo, SM: selva mediana, BG: bosque de galería.

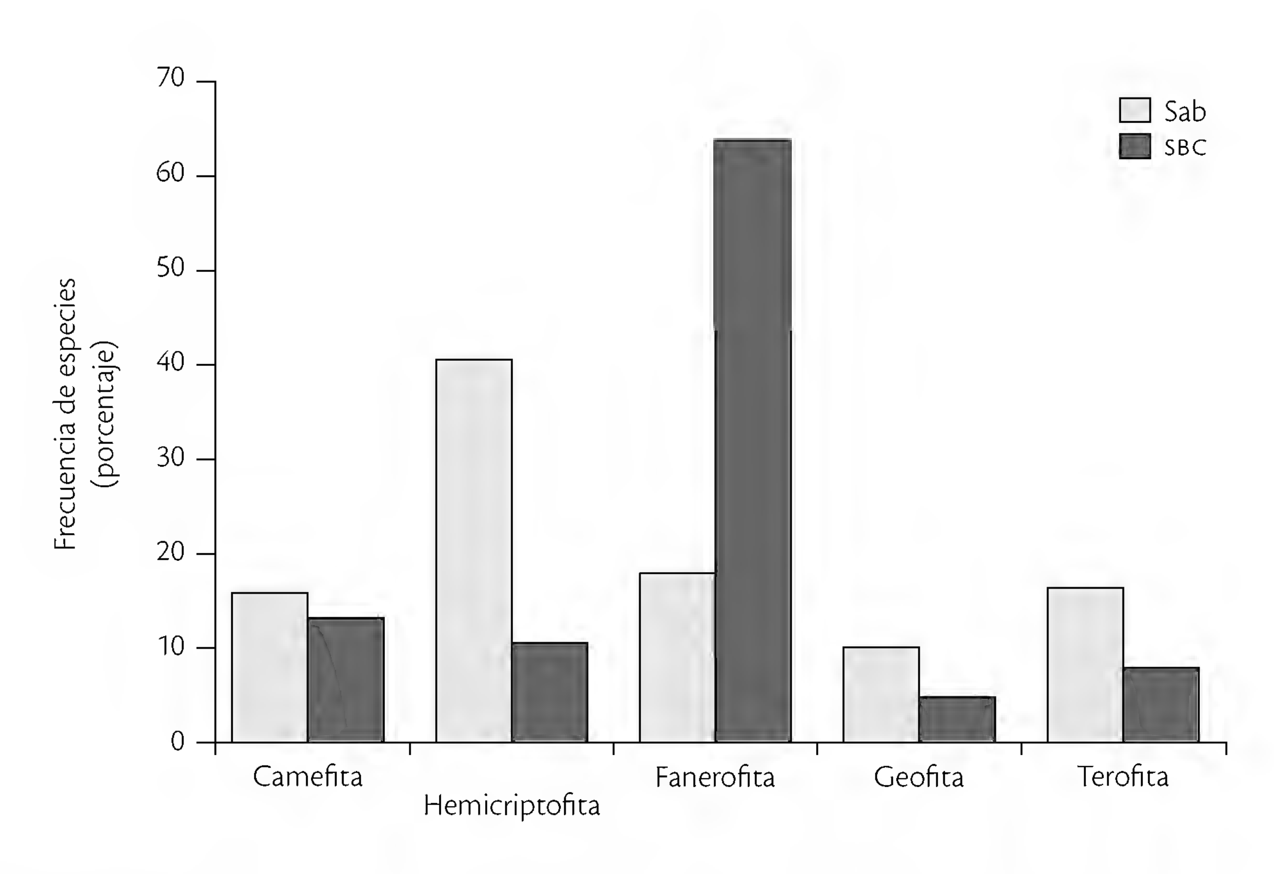


Fig. 3 Espectros de formas de vida para la selva baja caducifolia (SBC) y la sabana (Sab).

Recuadro 12.2 [*concluye*]

acerca de un mismo fenómeno, la coincidencia entre los valores altos de una de las matrices y los bajos de la otra no fue total, lo que indica que la utilización de ambos índices en un mismo estudio no necesariamente es redundante (cuadro 1).

La consistencia observada entre niveles taxonómicos confirmó que la diferenciación florística entre tipos de vegetación no es exclusiva del nivel de especie. Si bien se podría pensar en varias explicaciones ecológicas para este resultado, también se pueden invocar explicaciones evolutivas y biogeográficas. Para profundizar en esta cuestión, se hizo una comparación más detallada de los dos sistemas más extensos y de fisonomías más contrastante (selva baja caducifolia y sabana) en términos florísticos y de sus patrones de formas de vida, formas de crecimiento y hábitos de crecimiento (Pérez-García y Meave 2006). Aunque la riqueza combinada de ambas comunidades es de 600 especies, la similitud es muy baja en el nivel de especies (IS = 10%) y de género (IS = 21%), y solo en el nivel de familia es alto (IS = 72%). De los tres conjuntos mencionados, en la SBC prevalecieron los árboles, las plantas leñosas y las fanerofitas, mientras que en la sabanas las categorías predominantes fueron las hierbas, las forbias y hierbas graminoides, así como las hemicriptofitas (Fig. 3). Estos resultados sugieren grandes diferencias en las estrategias adaptativas de las especies de cada comunidad, quizá como consecuencia del disturbio por fuego y la oligotrofia en la sabana, factores poco importantes en la SBC.

Conclusiones

A pesar de que la comprensión de las causas de la diferenciación florística en Nizanda es aún insuficiente, estos ejemplos muestran que ningún factor por sí solo puede generar la altísima diversidad γ de Nizanda, cercana al millar de especies de plantas. Asimismo, se hizo evidente que la variación de los factores que tienen efectos muy locales no solo genera diferencias numéricas en la diversidad β, sino que además reflejan una fuerte diferenciación biológica.

Agradecimientos

Las investigaciones aquí reseñadas recibieron financiamiento de la Conabio, del fondo sectorial Conacyt-Semarnat y del programa PAPIIT de la UNAM.

Recuadro 12.3 Diversidad β en comunidades microbianas: procariontes con biogeografía[1]

Ana M. Noguez, Héctor T. Arita, Ana E. Escalante, Larry Forney, Felipe García-Oliva, Valeria Souza

Desde hace algunos años se planteó la discusión sobre la existencia de patrones de distribución y diversidad en las comunidades microbianas semejantes a aquellos que presentan los microorganismos (z = 0.082; Finlay 2002). Sin embargo, existen escasos estudios diseñados específicamente para demostrar si las bacterias presentan o no biogeografía (Horner-Devine *et al.* 2004).

Nosotros definimos un síndrome de ubicuidad para especies "sin biogeografía" que incluyó las siguientes predicciones: *a*] un cociente elevado de especies locales/especies globales; *b*] una alta tasa de dispersión; *c*] rangos de distribución extremadamente grandes, con muy pocas o sin especies endémicas; *d*] una tasa de recambio de especies muy baja (diversidad β); *e*] una curva especies-área plana; *f*] comunidades locales no estructuradas.

Para probar si los procariontes de vida libre eran organismos "sin biogeografía" examinamos la diversidad de procariontes del suelo y la comparamos con patrones biogeográficos de otros grupos. El estudio se llevó a cabo en dos lugares contrastantes (cresta y ladera) en la selva baja perennifolia de la Estación de Biología Chamela, en Jalisco.

Examinamos la composición de ensambles de procariontes del suelo a cuatro escalas espaciales (A_0, A_1, A_2, A_3) con un sistema de cuadrantes anidado (Fig. 1; Arita y Rodríguez 2002). En cada localidad se realizaron muestreos del suelo en los primeros 5 cm de profundidad en 32 de los 64 cuadrantes A_3. Para determinar la diversidad de procariontes se definieron unidades taxonómicas operacionales (OTU, por sus siglas en inglés) utilizando fragmentos terminales de restricción (TRFLP por sus siglas en inglés) del gen 16S ARNr. Posteriormente, para

Recuadro 12.3 [*continúa*]

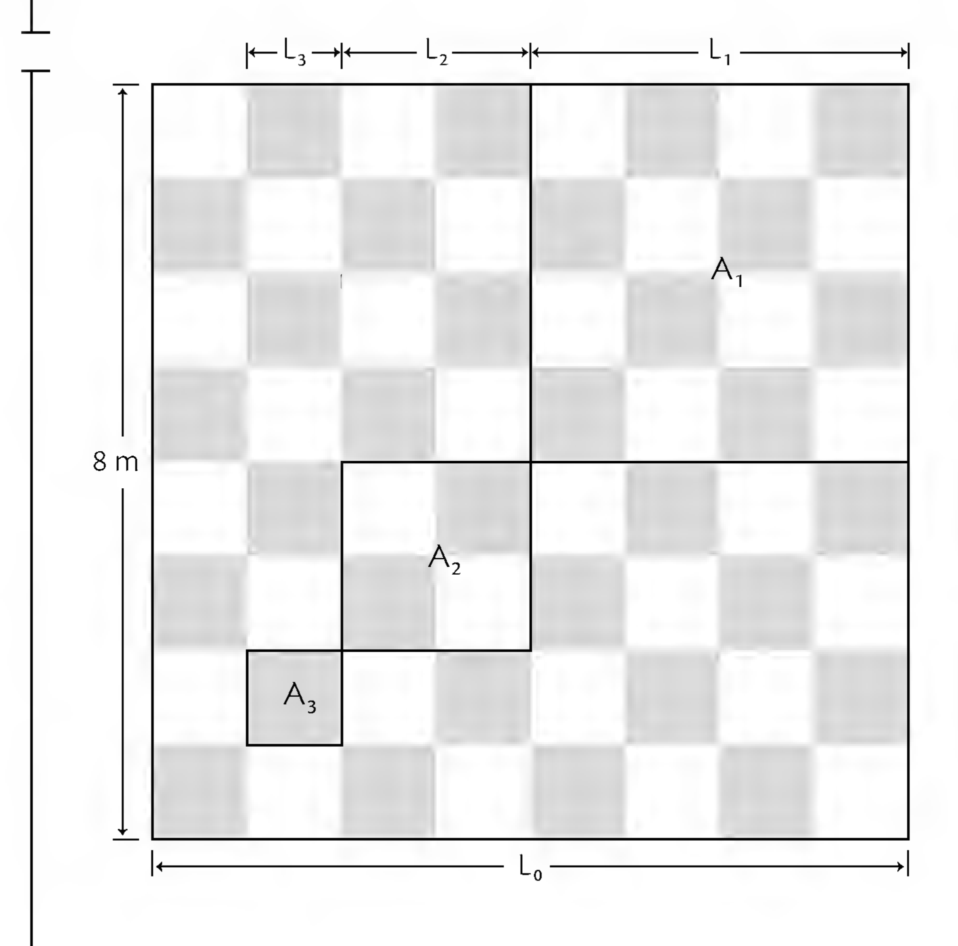
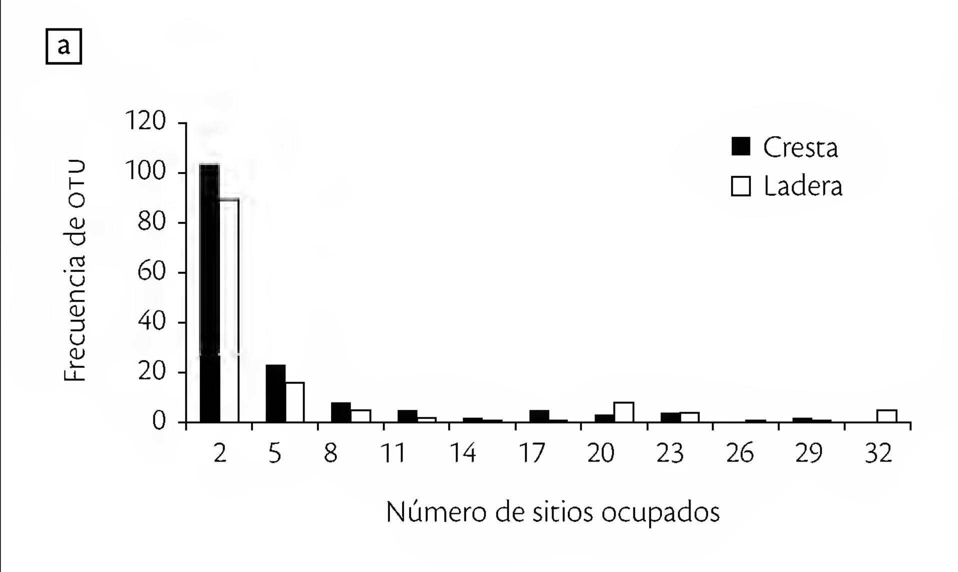
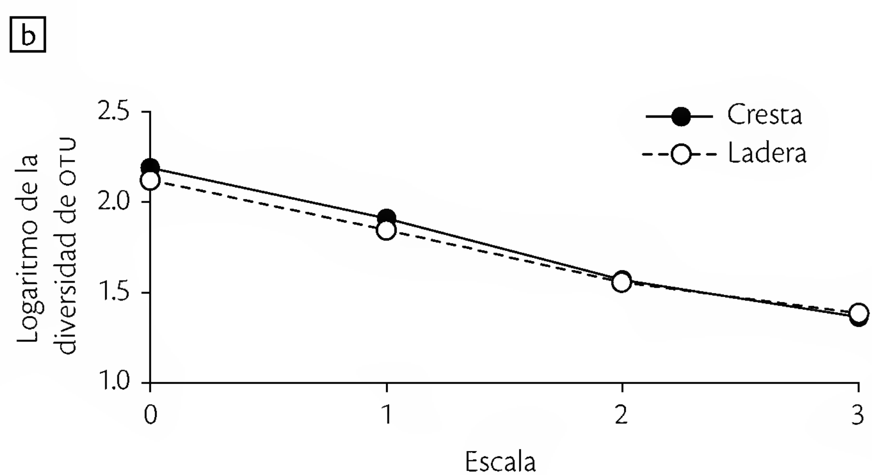


Figura 1 Diseño de los cuadrantes de un sistema totalmente anidado para analizar el escalamiento de la diversidad de especies. Nota: se comenzó con un cuadrante de lado $L_0 = 8$ m y área $A_0 = 64$ m^2, que contiene S_0 taxones; se dividió en cuatro cuadrantes de lado $L_1 = L_0/2 = 4$ m, de área $A_1 = A_0/4 = 16$ m^2. Se repitió la subdivisión para completar cuadrantes de menor tamaño de lado, que contiene $L_2 = 2$ m, de área $A_2 = 4$ m^2 y 64 cuadrantes de área $A_3 = 1$ m^2. Por claridad, solo un cuadrante de cada tamaño está marcado. Se tomó una muestra de suelo en cada uno de los 32 cuadrantes más pequeños, siguiendo el patrón de tablero de ajedrez. La diversidad de las unidades taxonómicas operacionales (OTU) se midió a las cuatro escalas; S_0 es la diversidad total encontrada en el cuadrante; S_1 es la diversidad promedio acumulada de los cuatro cuadrantes del área A_1 (cada una incluye ocho muestras de suelo); S_2 es la diversidad promedio acumulada en los 16 cuadrantes del área A_2 (cada una incluye dos muestras de suelo), y S_3 es la diversidad promedio en las 32 unidades de muestreo.





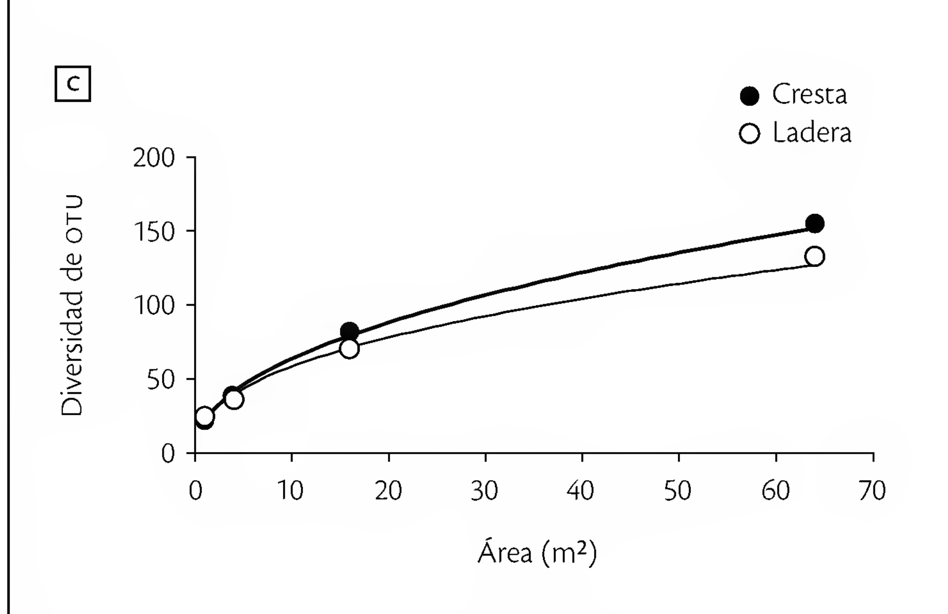


Figura 2 Patrones de diversidad de los procariontes del suelo en dos localidades de la selva baja perennifolia del oeste de México. Los círculos negros indican las muestras de las partes altas de la pendiente y los círculos blancos las muestras en pendientes medias. ***(a)*** Frecuencia de distribución de presencias (número de cuadrantes de muestreo ocupados) para los OTU procariontes en los dos cuadros de 64 m^2. ***(b)*** Gráficas de la diversidad OTU-escala para los dos cuadros de 64 m^2, que muestran la diversidad de los OTU como función de la escala, como se explica en la figura 1. ***(c)*** Curva especies-área; los datos de los OTU de los dos cuadros de 64 m^2 fueron muestreados para calcular la regresión; el punto en el extremo derecho es la diversidad acumulada en los dos cuadros.

Recuadro 12.3 [*concluye*]

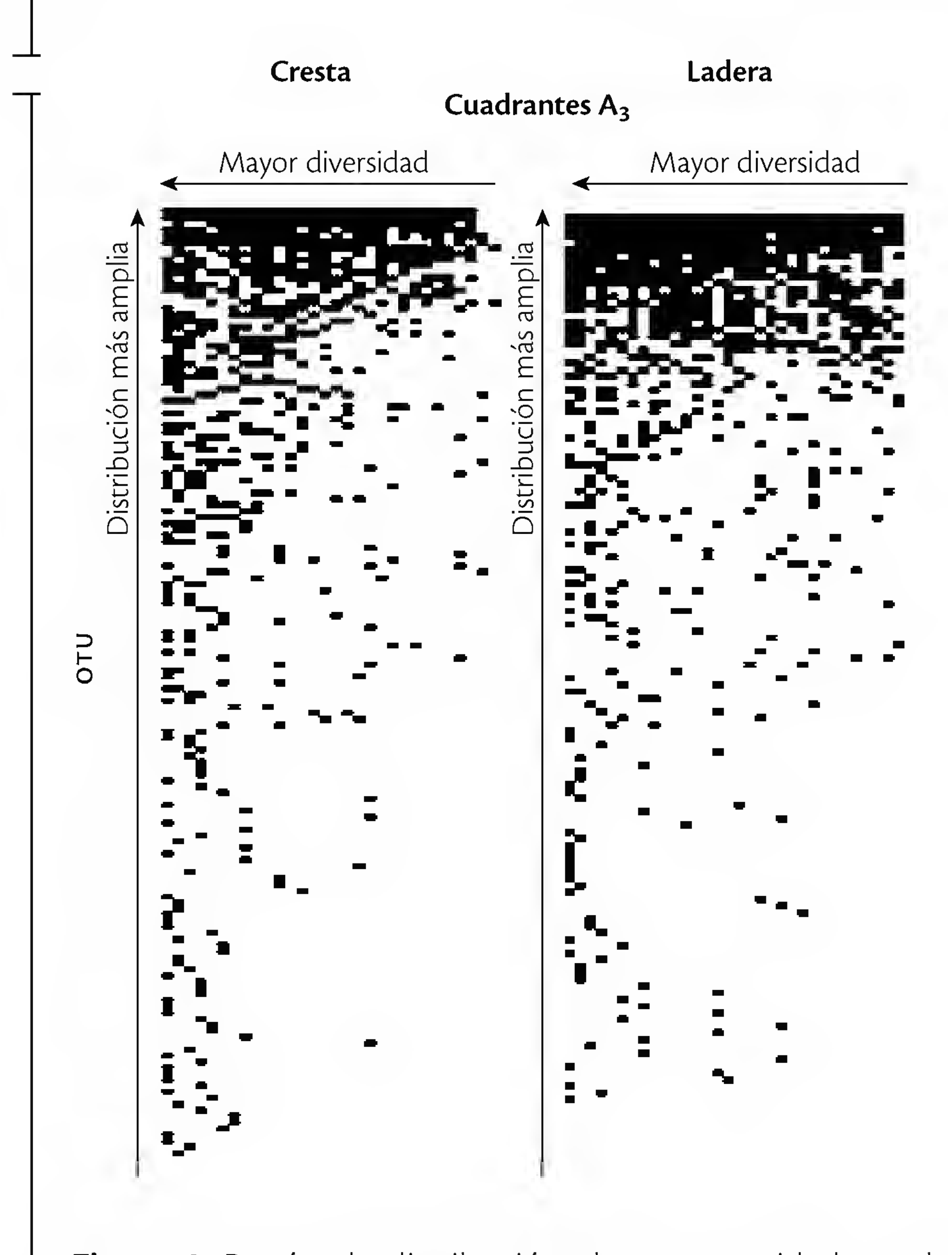


Figura 3 Patrón de distribución altamente anidado en la diversidad de los procariontes del suelo en dos localidades de 64 m^2 de la selva baja perennifolia del oeste de México, en lo más alto de la pendiente (izquierda), y en la pendiente (derecha). Los OTU están ordenados de acuerdo con su presencia (los taxones de distribución más amplia arriba y los taxones de distribución restringida abajo). Las muestras están ordenadas por la diversidad de los OTU (los sitios más ricos en el extremo derecho y los sitios menos diversos en el extremo izquierdo). Cada punto representa la presencia de un OTU dado en una muestra dada. En un patrón de anidamiento perfecto, los puntos se arreglarían en un patrón triangular de tal forma que la parte más abajo a la izquierda de la figura no tendría ningún punto.

cada localidad se construyeron matrices de presencia-ausencia describiendo así la distribución de OTU entre los 32 cuadrantes de tamaño A_3. Con estos datos se calcularon los valores de diversidad β, se estimaron los valores de z ($S= cA^z$) y se midió el grado de anidamiento de acuerdo con Atmar y Patterson (1995).

Nuestros resultados mostraron que la distribución de frecuencia de ocupación entre los cuadrantes de tamaño A_3 (Fig. 2a) es muy similar a los rangos de distribución de vertebrados terrestres en masas continentales. Existe también una sobrerrepresentación de OTU presentes en muy pocas muestras y muchas muestras con muy pocos OTU presentes (Fig. 2a). Los valores de diversidad β fueron ($\beta = 1.91$, $r^2 = 0.99$) para la cresta y ($\beta = 1.78$, $r^2 = 0.99$) para la ladera. Arita y Rodríguez (2002), con cuadrantes A_0 de 180 000 km^2, encontraron que la diversidad β para mamíferos no voladores mexicanos oscilaba entre 1.19 y 2.52. Utilizando la relación especie-área ($S = cA^z$) encontramos un valor de $z = 0.446$ (Fig. 2c), el cual es mucho más alto que el presentado por invertebrados en el mar ($z = 0.161$, Azovski 2002) y por ciliados ($z = 0.082$, Finlay 2002). Otro resultado interesante fue el alto grado de anidamiento en la distribución en los dos cuadrantes de 64 m^2 (Fig. 3), estimado con valores de 'temperatura anidamiento' (véanse Atmar y Patterson 1993, 1995) de 12.55° para la cresta y $T = 25.05$ para la ladera.

De este estudio pudimos concluir que los rangos de distribución extremadamente pequeños y el gran número de OTU endémicos nos permiten rechazar la predicción *c*] del síndrome de especies sin biogeografía. La alta tasa de recambio (diversidad β) nos lleva a rechazar la predicción *d*]. De acuerdo con nuestros resultados, los procariontes no presentan una curva de distribución plana, por lo tanto la predicción *e*] del síndrome de ubicuidad también puede ser rechazada. Los valores de temperatura muestran que la distribución de los procariontes en estos suelos no es al azar, por lo que podemos rechazar la predicción *f*].

Nuestros resultados nos permiten rechazar varios de los criterios presentados para organismos "sin biogeografía". Además nos muestran que las mismas reglas que determinan las reglas de distribución de vertebrados a escalas continentales pueden ser aplicadas a procariontes en un cuadrante de 64 m^2.

1 Basado en Noguez *et al.* (2005)

12.3 Métodos

Se analizaron los patrones espaciales de diversidad de los vertebrados terrestres (mamíferos, aves, reptiles y anfibios) tomando como fundamento para los mamíferos la base de datos de Arita (2007; véase el apéndice 12.1, en el (CD 2) que acompaña a este volumen). Para aves, reptiles y anfibios se usaron modelos de distribución potencial, que son hipótesis sobre las áreas de distribución reales (Arhennius 1921; Peterson y Watson 1998; Peterson *et al.* 2006) planteadas a partir de datos de registros de museos y colecciones científicas; se obtuvieron modelos de nicho ecológico de manera independiente por grupos de trabajo distintos para cada taxón (Rodríguez *et al.* 2005), que fueron revisados y editados por expertos para eliminar las sobrepredicciones asociadas al método (véanse detalles en el apéndice 12.1; también Peterson *et al.* 2006). Este método permite obtener la distribución geográfica de numerosas especies a medio grado de resolución, superponer mapas y realizar los análisis relacionados con la riqueza y el recambio de especies (componente β), que eran imposibles de realizar antes por la inexistencia de hipótesis cuantitativas sobre la distribución de las especies. Desafortunadamente, aún no se cuenta con este tipo de mapas para otros grupos de animales a escala nacional, aparte de los vertebrados terrestres, y son muy escasos los datos que se tienen para plantas. Hasta donde sabemos, sólo están disponibles los modelos de áreas de distribución potencial para las especies de plantas enlistadas en la NOM-059-SEMARNAT-2001 (Semarnat, 2002; véase el capítulo 18 del volumen II de esta obra), así como para los géneros *Agave* y *Opuntia* (Golubov *et al.* 2005), así como de un conjunto de especies de árboles tropicales de importancia para México (Pennington y Sarukhán 2005). Es importante subrayar que desde una perspectiva macroecológica se debe estudiar toda una región,[5] y taxones completos.

La mayor dificultad para el estudio de los patrones de diversidad de las plantas (al menos todas las plantas vasculares) es que existen casi diez veces más especies de plantas que de vertebrados terrestres. Sin embargo, es posible realizar un análisis nacional para las plantas usando una metodología que permite estimar el número de especies a una resolución medianamente alta, con celdas de 0.5° (Soberón *et al.* 2007). Para lo anterior se consideraron los géneros nativos de las angiospermas (Magnoliophyta), a partir de registros georreferidos de ejemplares de herbario, del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB) y de bases de datos compiladas por la Conabio mediante el apoyo a la computarización de datos de herbarios nacionales y del extranjero, la cual contiene aproximadamente 1.3 millones de ejemplares georreferidos (véanse detalles en el apéndice 12.2 (CD 2)). A partir de esta base se realizó una estimación del número de especies, usando el método de curvas de acumulación de especies (Soberón y Llorente 1993; Colwell y Coddington 1994; Gotelli y Colwell 2001; Soberón *et al.* 2007). A continuación se detallan los análisis realizados.

12.3.1 Patrones de diversidad α

Especies de vertebrados terrestres

Como se dijo antes, para los mamíferos se utilizó la base de datos especies de Arita (2007). Para generar los modelos de distribución potencial de las especies de aves se usó la base de datos elaborada por Navarro-Sigüenza *et al.* (2003) y Navarro y Peterson (2008), y para los anfibios y reptiles se indican los detalles en Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2006) y Flores-Villela (2008).

Para la construcción de los modelos de áreas de distribución potencial se utilizó Desktop GARP versión 1.1.3 (Stockwell y Noble 1991; Scachetti-Pereira 2001), que ha mostrado ser una herramienta muy útil para modelar la distribución geográfica de las especies (*i.e.* Illoldi-Rangel *et al.* 2004; McNyset 2005; Peterson *et al.* 2006). Los errores de omisión que se han reportado en la literatura para diferentes taxones, usualmente varía de 0 a 17% (McNyset 2005).

Los modelos de nicho para todos los grupos utilizados en este estudio fueron editados con criterios biogeográficos, por ecorregión y atendiendo la opinión de expertos con el fin de reducir las distribuciones *potenciales* que generan el programa GARP a hipótesis sobre el área *actual* de distribución (sobre la generación de los modelos de las áreas de distribución, véanse detalles en el apéndice 12.1). Si bien no se evaluó la precisión de las predicciones debido a que esto habría significado una cantidad de trabajo de campo completamente fuera de las posibilidades del estudio, tanto la modelación como la edición fueron realizadas por especialistas, y el algoritmo GARP contiene intrínsecamente una rutina de calibración de las predicciones basada en "entrenar" al algoritmo con un subconjunto de los datos, y contrastar las predicciones contra otro subconjunto independiente de datos. En total se usaron modelos de distribución potencial de 1 948

especies. Se sabe que los resultados obtenidos al utilizar este método para realizar análisis de biodiversidad son intermedios entre utilizar solamente datos de colecciones, sin modelación, y hacer estudios exhaustivos de campo (Lira-Noriega *et al.* 2007).

Para el cálculo de la diversidad α, la superficie del territorio se dividió en una retícula de 703 celdas de 0.5° por 0.5° (Arita *et al.* 1997) y se unieron los datos de presencia de cada especie de los mapas de distribución para cada celda utilizando ArcView 3.2.

Géneros nativos de angiospermas

Para el caso de los géneros de angiospermas se estimó el número de ellos en celdas de 0.5°. Se usó el nivel de género debido a razones que se detallan más adelante. Como base sistemática se utilizó la lista incluida en Villaseñor (2004) en la que se incluyen 2 663 géneros como nativos de México, de los cuales 218 se consideran endémicos. El problema de las diversas propuestas de los sistemas de clasificación, principalmente dentro de cada familia, a nivel de género y de especie, se solucionó con los nombres válidos de los géneros existentes en esta lista y resolviendo las sinonimias más evidentes en la base de datos mediante correspondencias de nombres de especies y géneros.

La realización de estudios de la riqueza de especies de angiospermas requiere asegurar los estándares en la nomenclatura taxonómica, los cuales están ya terminados para varias familias (véase el capítulo 11) pero no para su totalidad, así como contar con una representación adecuada de los registros de recolecta o bien mediante la generación de modelos de distribución potencial de las especies, los cuales todavía no existen a escala nacional, como ya se comentó. Adicionalmente, el nivel género agrupa especies que tienen más características en común que con cualquier otro conjunto de especies, por lo que su estudio ayudará a la generación de hipótesis biogeográficas sólidas (Villaseñor 2004).

En la retícula de celdas de 0.5° se cuantificó el número de géneros en cada celda, tanto totales como endémicos (exclusivos de México), a partir de los registros georreferidos (apéndice 12.2 (CD 2)) de las bases de datos integrados en el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB) y en la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB, véanse detalles de las fuentes en el apéndice 12.2). De esta manera se registró la presencia de cada género en cada celda de 0.5° y se aplicó el estimador de riqueza de especies de ICE (Colwell y Coddington 1994), tomando las frecuencias de cada fecha de recolecta de los ejemplares registrados dentro de cada celda; es decir, el estimador ICE se calculó de forma independiente para cada celda.

12.3.2 Áreas de distribución y patrones de diversidad β

Especies de vertebrados terrestres

El área de distribución de cada especie, en México, se definió como el conjunto de celdas de la retícula que subdivide el país en que se encuentra presente la especie. Para poder establecer comparaciones entre los grupos de vertebrados, para cada celda se obtuvieron dos valores: la proporción de especies de cada taxón (mamíferos, aves, reptiles y anfibios) presente en cada celda, y el promedio de área de distribución proporcional (al total de celdas) de las especies que se encuentran presentes en la celda (Arita *et al.* 2008).

En otras palabras, cada celda de la retícula recibe un valor que corresponde al promedio de la proporción de celdas que ocupan las especies que habitan esa celda para todo el país. Ese valor puede fluctuar entre 1/703 (en caso de que la celda estuviera habitada únicamente por especies endémicas de esa celda) y 1, en caso de que la celda estuviera habitada solamente por especies de amplia distribución en México (*i.e.* presentes en todas las celdas en las que se subdividió el país). Una gráfica donde se desplieguen los valores de proporción de especies de cada celda *vs.* el área proporcional promedio ocupada por esas especies (*richness-mean range plot*) permite mostrar, de manera comparable, los patrones de riqueza de especies local con una medida de qué tan restringida es el área de distribución de las especies que habitan cada celda.

Es necesario aclarar que con los datos con que se cuenta en este momento, el valor del área promedio de distribución se calcula con respecto a México. Dado que este estudio considera solo a México y no un dominio biogeográfico, una especie puede parecer rara (*i.e.* de distribución restringida), si alcanza el límite de su distribución en México, aun cuando sea una especie de relativamente amplia distribución en el continente. Esto sin duda es un inconveniente, ya que una celda podría estar constituida tanto por especies de distribución amplia y restringida en la misma proporción, y su valor sería el mismo si la mayoría de las especies contenidas tuvieran especies con áreas de distribución intermedia. No obstante, todos los

métodos y formas de medir la diversidad β tienen diferentes ventajas y capturan distintos aspectos de este componente (Koleff 2005).

12.4 Patrones espaciales de riqueza de especies

12.4.1 Especies de vertebrados terrestres

Como ya se mencionó, es muy conocido el patrón latitudinal de una mayor concentración de especies de vertebrados terrestres de México. Cuando se observan los patrones de riqueza de especies a escalas de 0.5°, es evidente que el sur del país alberga un mayor número de especies. Sin embargo, los detalles cambian si se analizan los diferentes taxones por separado (Fig. 12.1). Aunque los valores de riqueza de especies en las 703 celdas para los cuatro grupos de vertebrados terrestres se correlacionan positivamente (Fig. 12.2), existen diferencias importantes en los detalles de los patrones. Para los mamíferos, las áreas de mayor concentración de especies se encuentran en el este y sureste del país, en los estados de Veracruz, Tabasco, Oaxaca y Chiapas. Este patrón es similar para la mayoría de los órdenes, aunque la contribución de los quirópteros en el patrón observado representa poco más de 50% de las especies en dicha región. Sin embargo, los artiodáctilos, lagomorfos y roedores se concentran preferentemente en latitudes intermedias o norteñas (Rodríguez 1999; Ceballos *et al.* 2005). En el caso de las aves, las regiones de mayor riqueza de especies se encuentran en las tierras bajas de la planicie del Golfo de México, el Istmo de Tehuantepec, la Península de Yucatán y una pequeña área de la costa del Pacífico de Oaxaca (Navarro-Sigüenza y Sánchez-González 2003). Por su parte, los patrones de riqueza de especies de reptiles y anfibios se ubican también al sur de la República, en Oaxaca, Veracruz y Chiapas (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela 2006).

En la figura 12.2 se muestra que, en general, prácticamente en todas las celdas existe una proporción de especies de aves superior a las proporciones de especies de los otros grupos. La única excepción la constituye un pequeño grupo de celdas en el norte del país que contiene una mayor proporción de mamíferos que de aves. En otras palabras, en nuestro país existen regiones donde es posible encontrar hasta 60% de las aves residentes de México, mientras que nunca será posible encontrar más de 20% del total de las especies de anfibios o de reptiles (Fig. 12.2). Este patrón corrobora el hecho de que las áreas de distribución de reptiles y anfibios son en promedio más restringidas que las de las aves, mientras que las de los mamíferos son intermedias, lo cual tiene consecuencias importantes para la conservación. Por ejemplo, esta información sugiere que debe ser más sencillo lograr que una porción alta de la ornitofauna total del país se preserve mediante áreas protegidas como parques y reservas, que en el caso de los anfibios y reptiles.

Las mayores coincidencias en riqueza de especies proporcional se dan entre los reptiles y los anfibios (Fig. 12.2f). En general, las celdas de 0.5° son más ricas en reptiles que en anfibios, pero solo marginalmente. En promedio, una celda que contenga 10% de los anfibios de México contendrá entre 10 y 15% de los reptiles. Existe una marcada coincidencia geográfica en la zona de mayor riqueza de especies de estos grupos. Más adelante se mostrará que las celdas que contienen riquezas de especies altas de aves (mayores de 60%) coinciden, con algunas diferencias, con las zonas de mayor riqueza de especies de mamíferos, y en una medida menor con las de anfibios y reptiles.

La región de México con menor riqueza de especies proporcional, definida como aquellas celdas que contienen 15% o menos de la riqueza de especies de aves, se encuentra en los desiertos del centro-norte de México. Esta región muestra una buena coincidencia para los mamíferos, reptiles y anfibios, con varias excepciones. Sin embargo, los valores por sí solos no indican correctamente las prioridades de conservación (veáse el capítulo 18 del volumen II de esta obra). En efecto, esa zona del norte de México contiene poblaciones de mamíferos de tamaño corporal grande que son de gran interés conservacionista y económico. En el caso de los reptiles están las especies endémicas del Desierto Chihuahuense, el Bolsón de Mapimí y Cuatrociénegas, entre otras localidades importantes (Morafka 1977).

Considerar las especies "endémicas de México", a pesar de que esta conceptualización es geopolítica y puede incluir especies de distribución amplia a escala nacional, resulta relevante en un contexto global. La mayor concentración de especies endémicas de mamíferos se observa entre los 18 y 26° de latitud norte, específicamente en la Cuenca del Balsas y el Eje Neovolcánico (Ceballos *et al.* 2005; Munguía 2006), con un alto recambio longitudinal de especies sobre el Eje Neovolcánico (Fa y Morales 1993; Escalante *et al.* 2002; Munguía 2006). Para el caso de las aves (Fig. 12.3) hay varios estudios que indican que las especies endémicas se concentran en la región

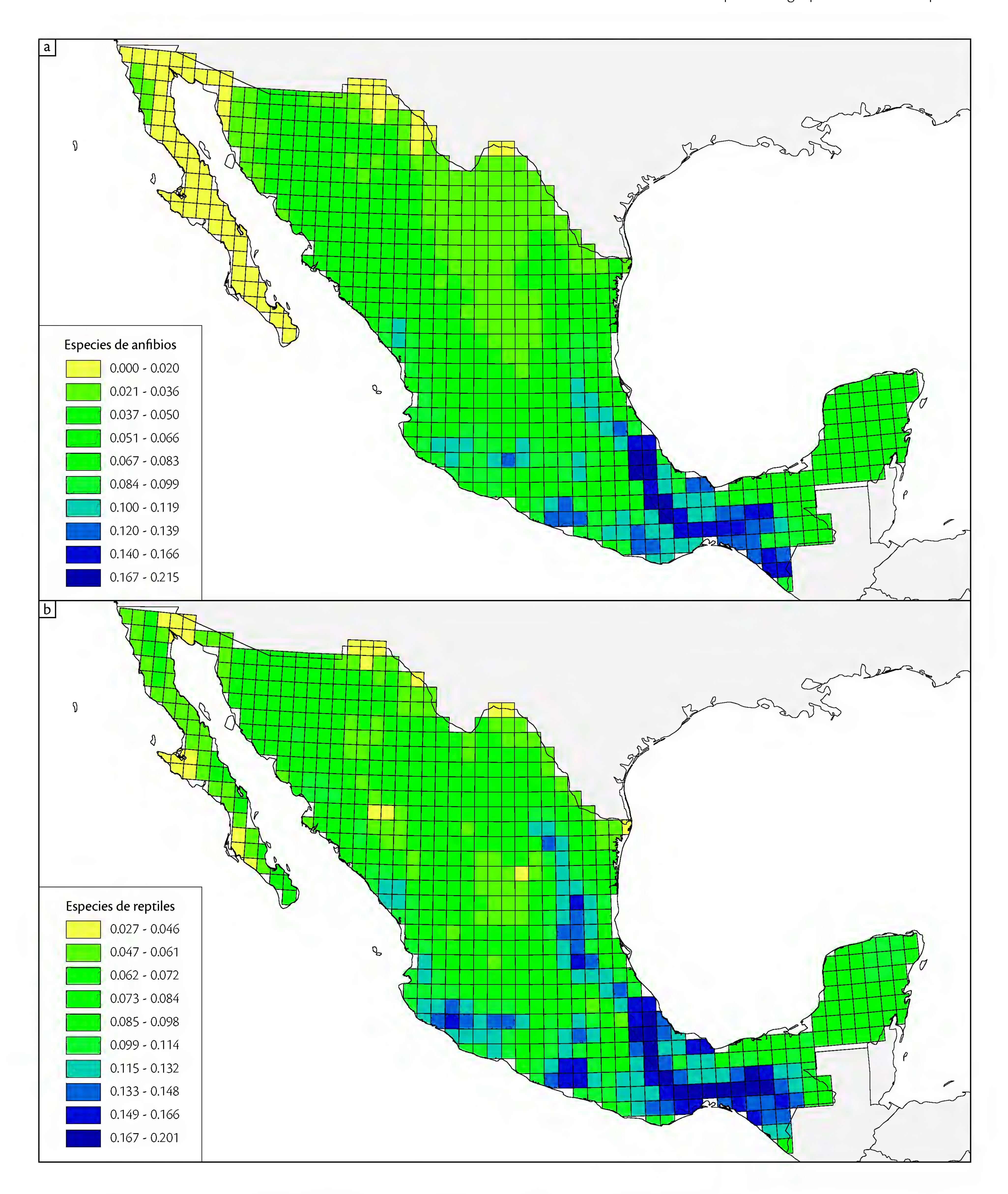


Figura 12.1 [*Esta página y la siguiente.*] Representación gráfica de la distribución del número de especies en celdas de 0.5°. Nota: Las escalas de colores varían entre grupos de la siguiente manera; los mínimos y máximos para cada grupo son: **(*a*)** anfibios (0.003, 0.215), total 302; **(*b*)** reptiles (0.027, 0.201), total 676; **(*c*)** aves (0.094, 0.640), total 663, y **(*d*)** mamíferos (0.062, 0.374), total 422.

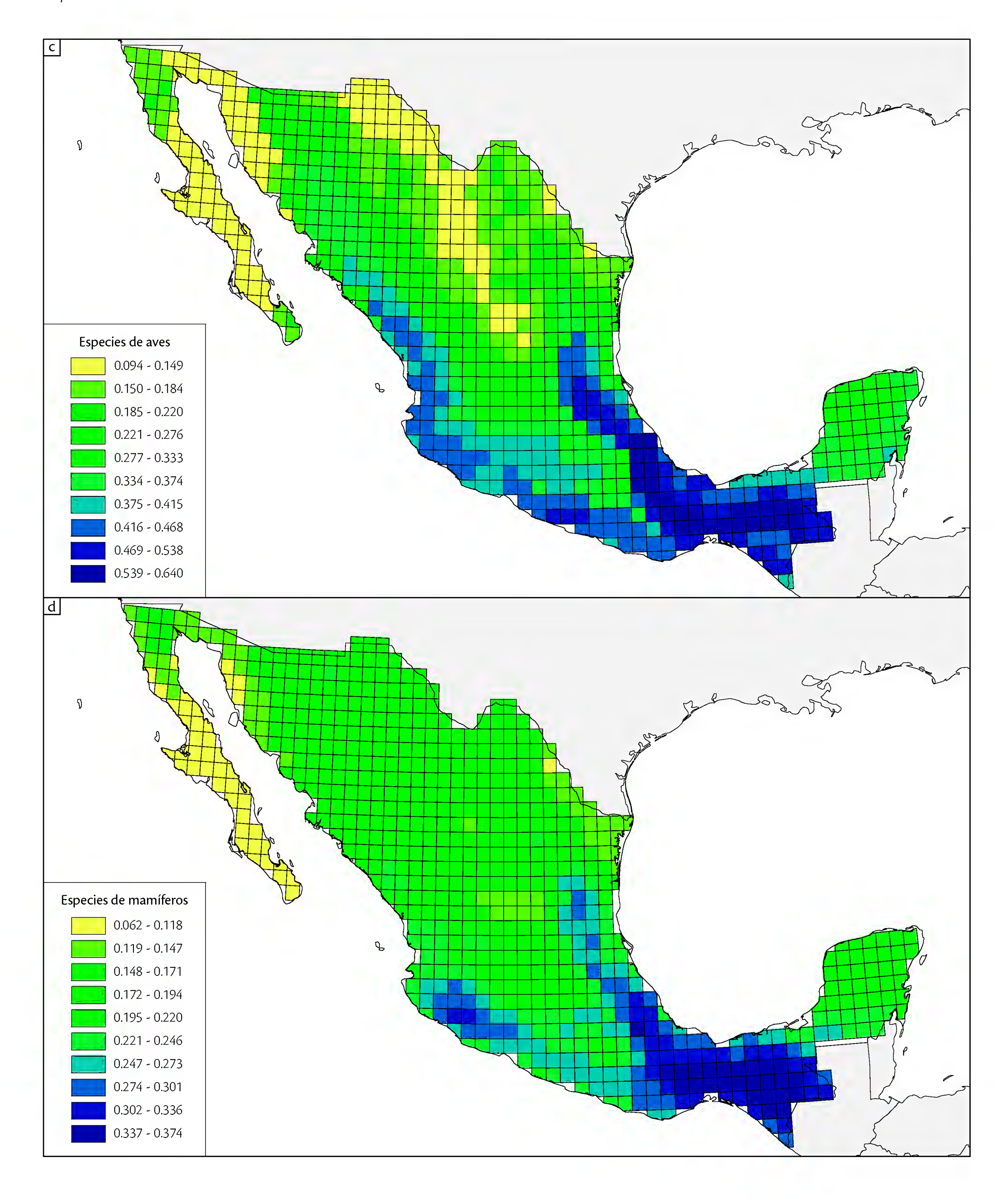


Figura 12.1 [*concluye*].

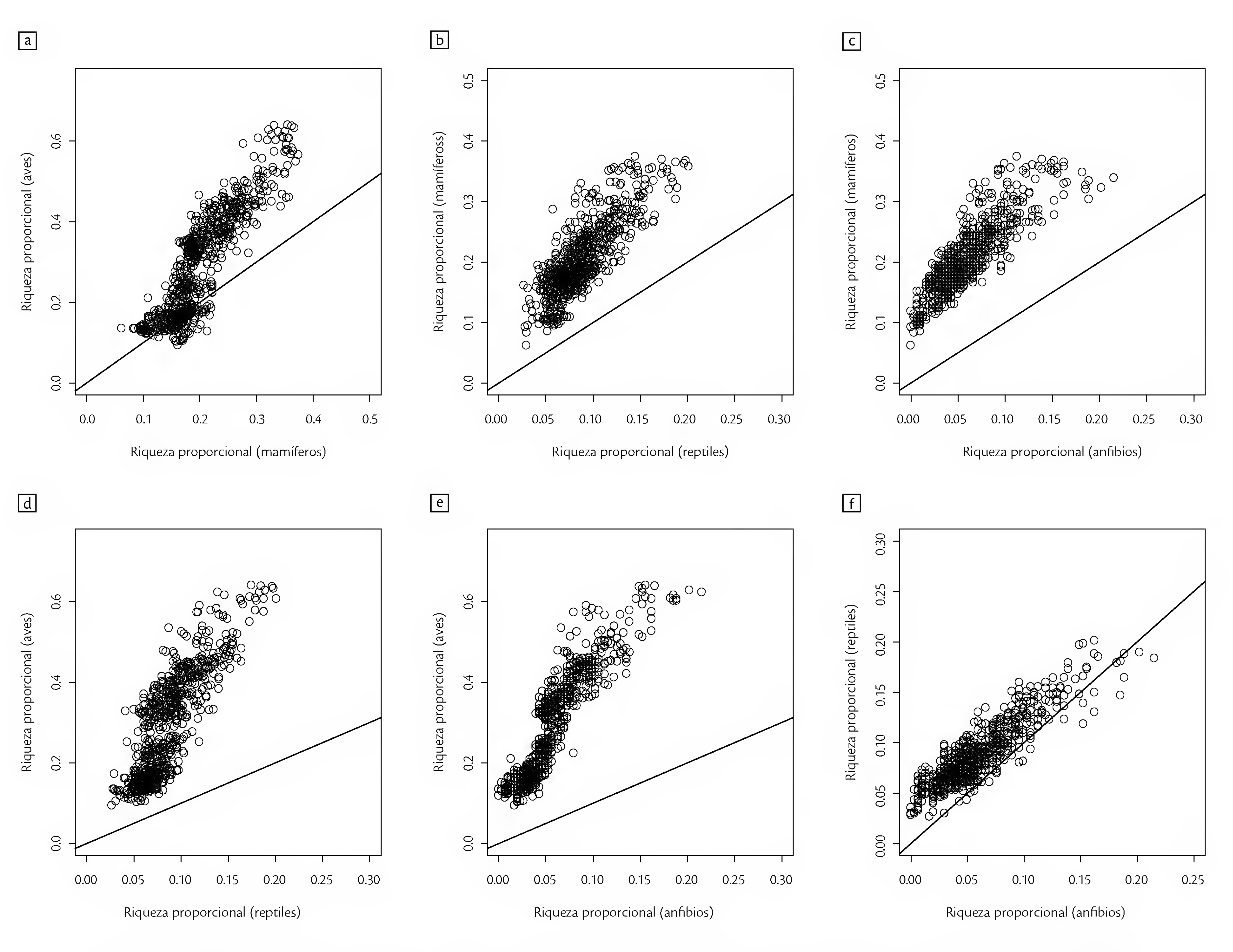


Figura 12.2 Relaciones entre las riquezas de especies proporcionales de las cuatro clases de vertebrados terrestres incluidas en el análisis. Nota: las rectas representan la función identidad. Las escalas difieren entre las gráficas.

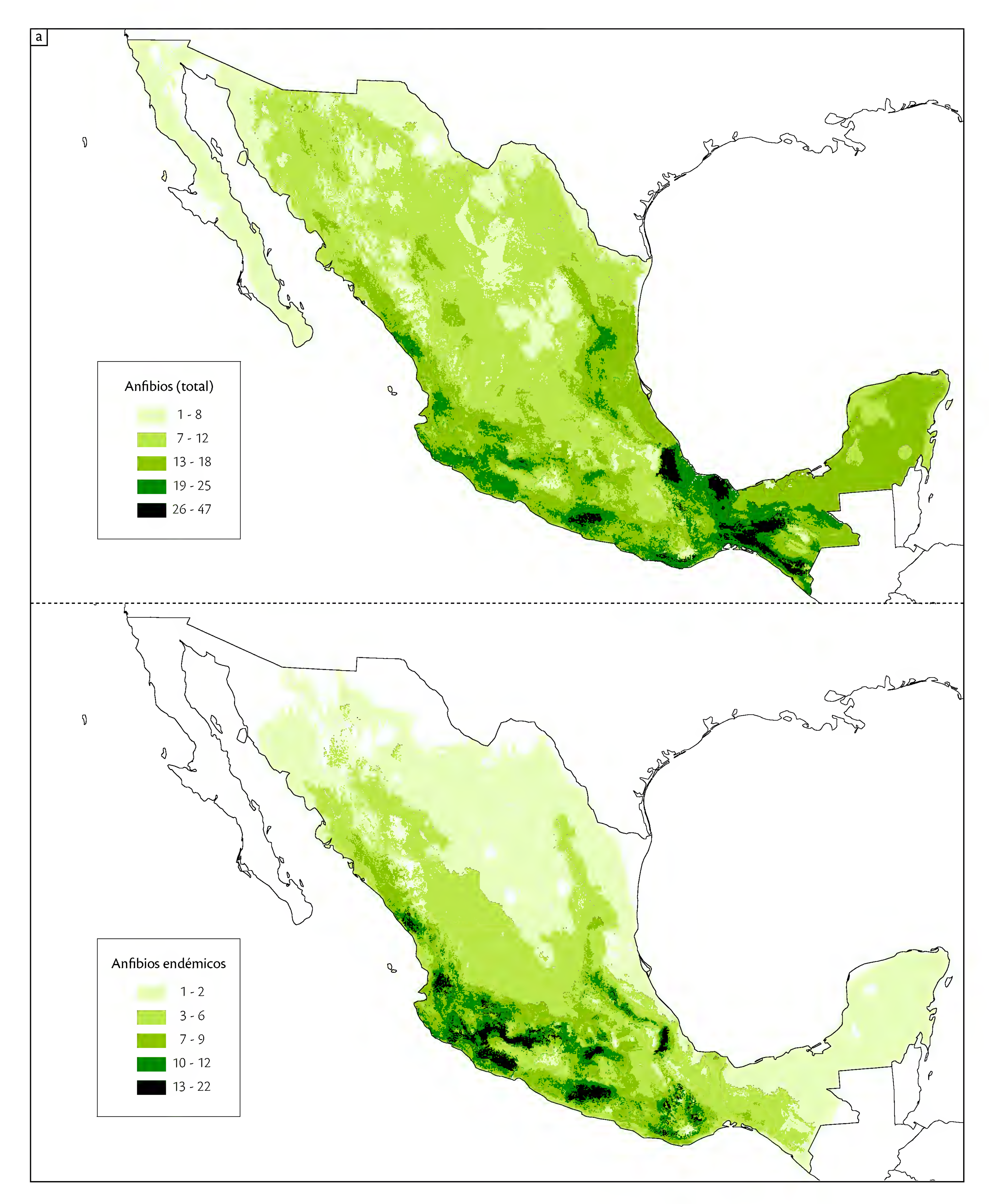


Figura 12.3 [*Esta página y las siguientes*] Comparación de los patrones de riqueza y endemismo a escala de alta resolución (1 km^2). ***(a)*** Total de anfibios [y] anfibios endémicos. ***(b)*** Total de reptiles [y] reptiles endémicos. ***(c)*** Total de aves [y] aves endémicas. ***(d)*** Total de mamíferos [y] mamíferos endémicos.

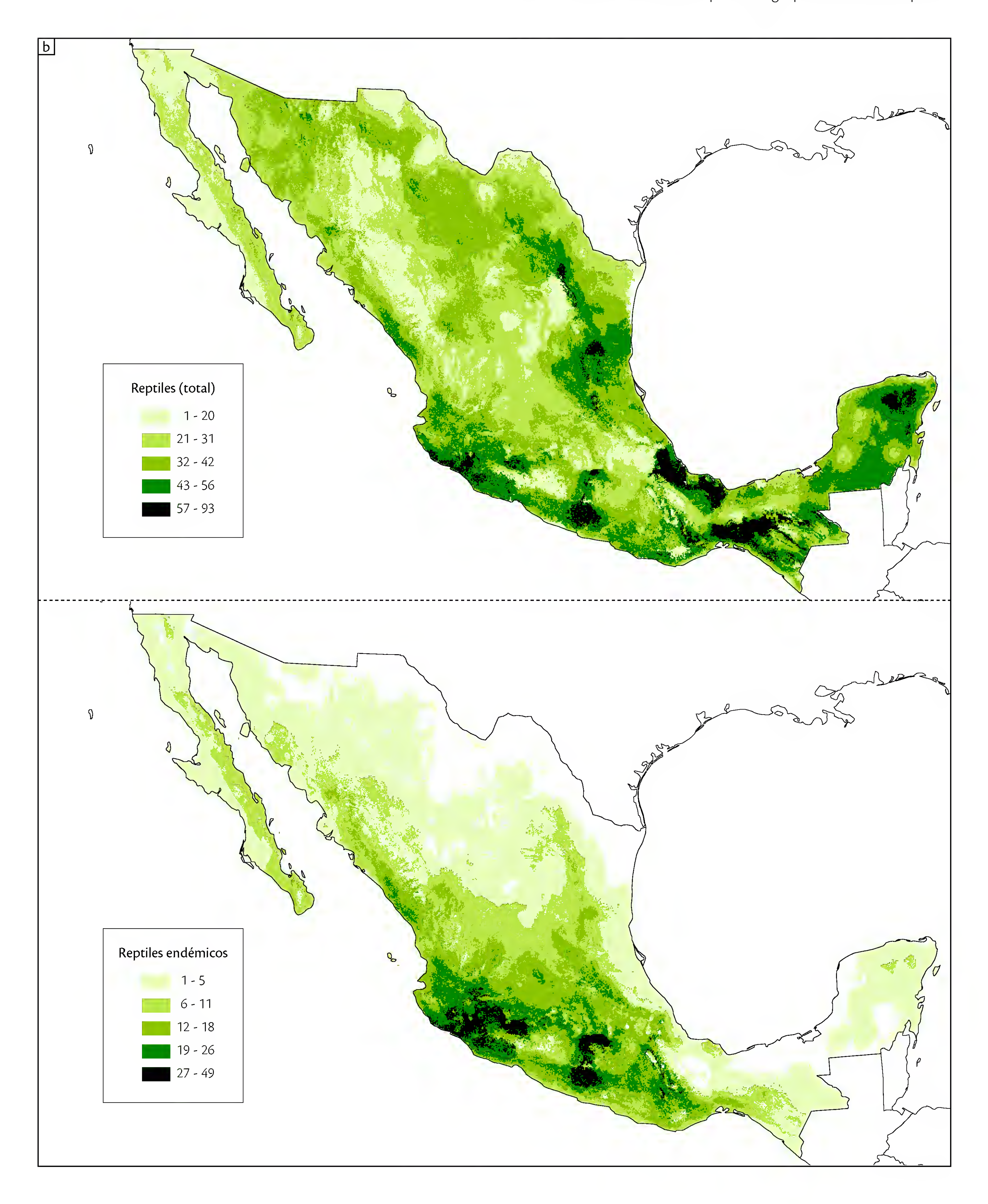


Figura 12.3 [*continúa*].

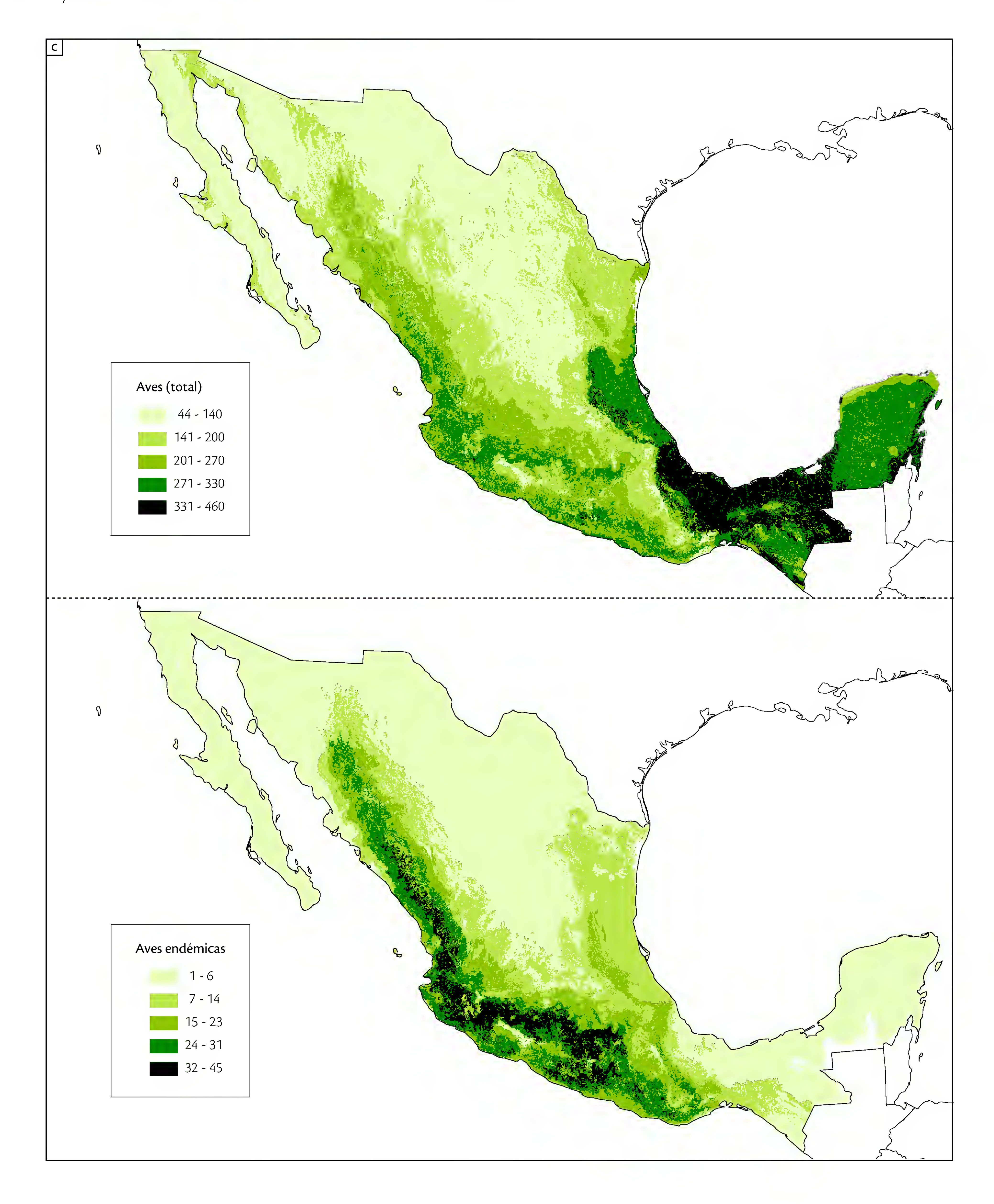


Figura 12.3 [*continúa*].

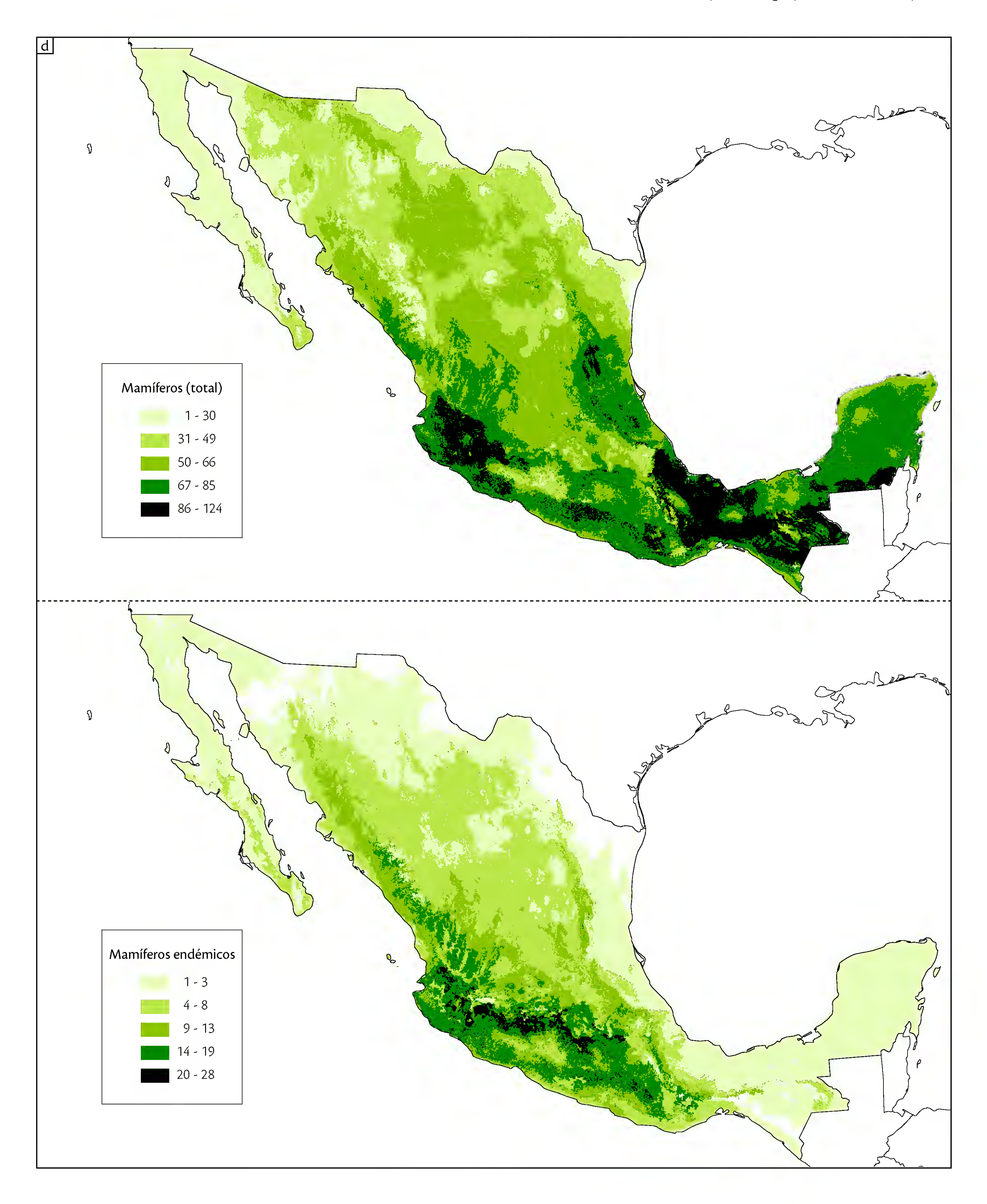


Figura 12.3 [*concluye*].

oeste, central y sur de México, en zonas altas a más de 2 000 msnm en la Sierra Madre Occidental, el Eje Neovolcánico y la Sierra Madre del Sur en Guerrero, en los bosques de encino, de pino-encino y mesófilo de montaña, así como en las islas Revillagigedo y las Tres Marías y la Cuenca del Balsas (*e.g.* Escalante *et al.* 1993; González-García y Gómez de Silva 2003). La mayor concentración de endemismos de la herpetofauna mexicana se ubica también en el Eje Neovolcánico, la Sierra Madre del Sur y la costa del Pacífico (Flores-Villela 1991, 1993b; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela 2006).

Es importante mencionar que los patrones observados de riqueza y de concentración de especies del "área de distribución restringida"[6] (un indicador de endemismo) referido a las especies exclusivas de México (Fig. 12.3), no coinciden en las mismas áreas geográficas en ninguno de los grupos de vertebrados terrestres (Ricketts 2001).

12.4.2 Géneros de angiospermas

De manera muy general se pueden discutir los patrones de diversidad espacial de las angiospermas, tanto de la riqueza total de géneros como de la riqueza de géneros endémicos (Figs. 12.4 y 12.5, respectivamente). Ya se ha anotado que México, junto con Centroamérica, constituye una región de alta biodiversidad de plantas, donde el grado de endemismos, tanto en el nivel de género como de especies, es alto (Rzedowski 1991). Se estima que en México existen alrededor de 29 000 especies (Villaseñor 2003), lo que crea una dificultad para observar patrones generales definidos de la distribución de su riqueza de especies, ya que distintos taxones pueden tener distribuciones diferenciadas.

Los análisis muestan una alta riqueza de géneros de angiospermas en el sureste del país, que alcanza los valores más altos en la parte central del estado de Chiapas, así como en el Eje Neovolcánico. Las sierras Madre Oriental y Occidental también registran altos valores de riqueza de géneros, aunque menores que el Eje Neovolcánico y Chiapas.

La región del Bajío comprendida entre los estados de Querétaro, Guanajuato y San Luis Potosí, la zona centro-norte del país en general (los estados de Zacatecas, Durango, Chihuahua y Coahuila), así como la norte-occidental (el estado de Sinaloa y la Península de Baja California), son grandes extensiones con valores de riqueza de géneros menores al resto del país. Aunque la metodología de curvas de acumulación (IEC, Colwell y Coddington 1994) se aplica para compensar las diferencias debidas al esfuerzo desigual de recolecta, no podemos descartar enteramente la posibilidad de que algunas de las diferencias en riqueza de géneros que encontramos sigan teniendo su explicación en un esfuerzo de recolecta y estudio que no se ha distribuido homogéneamente en el territorio.

Cuando comparamos estos patrones con los de las opuntias y agaves de México (Golubov *et al.* 2005), las regiones de concentración de riqueza de especies no coinciden. Además, en el estudio de Golubov *et al.* se corrigieron los sesgos de colecta generando mapas de distribución potencial para cada especie. Si bien ambos géneros están ampliamente representados en todo México, la diversidad del género *Agave* se encuentra relacionada con las serranías, con una concentración importante en la Mixteca entre Guerrero y Oaxaca (Tambutti 2002; Golubov *et al.* 2005), mientras que la del género *Opuntia* está relacionada con los desiertos del norte del país; en particular con el Desierto Chihuahuense y la región centro-oeste del país, en los estados de Jalisco, Guerrero y México. Sin embargo, analizando en conjunto la riqueza de especies de los dos géneros, el patrón se parece al que se observa en el nivel de género, ya que las zonas más diversas son el Eje Neovolcánico, los estados de Oaxaca y Jalisco, las sierras Madre Occidental y Oriental, aunque en el caso de las opuntias las regiones de alta riqueza de especies se extienden hacia el sur del Desierto Chihuahuense (Golubov *et al.* 2005).

12.5 Patrones del componente β de la diversidad

12.5.1 Especies de vertebrados terrestres

Representar cartográficamente la diversidad β es un problema más complicado que el de representar la riqueza de especies, porque en general la diversidad β es una medida del recambio de especies entre dos áreas o subdivisiones territoriales. Para calcular β, por lo tanto, es necesario definir una región (la cual debería considerarse desde el punto de vista biogeográfico) y sus subdivisiones. El tamaño en que una región es subdivida por una retícula y la selección de las áreas para estimar β son generalmente arbitrarios, aunque en la definición del tamaño de celda deben considerarse las características particulares del taxón que se estudia. Dado que en este capítulo se analizan varios grupos, decidimos seguir las ideas originalmente propuestas por Prendergast *et al.* (1993) y

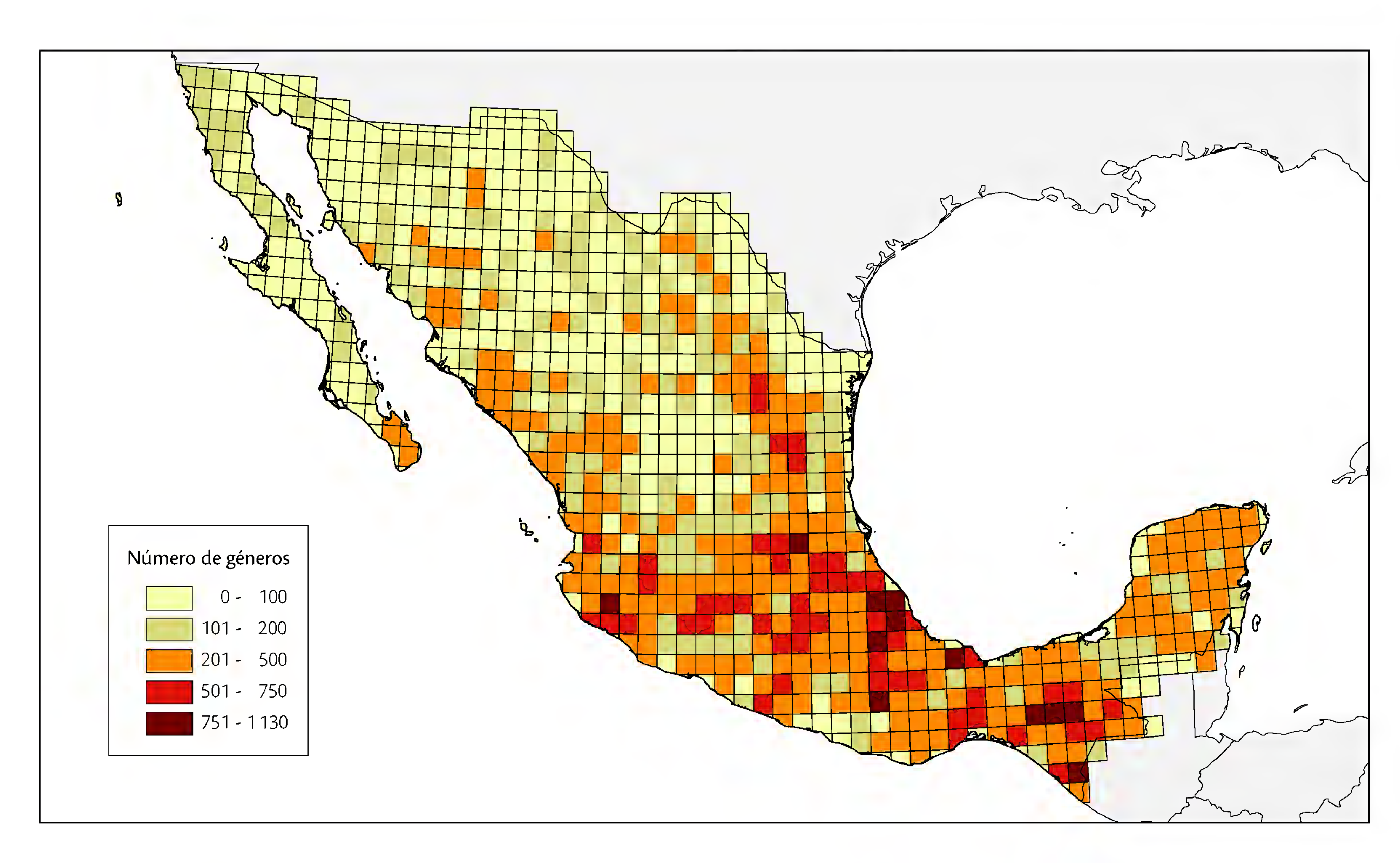


Figura 12.4 Patrones de riqueza de géneros de angiospermas de México en celdas de 0.5 por 0.5°.

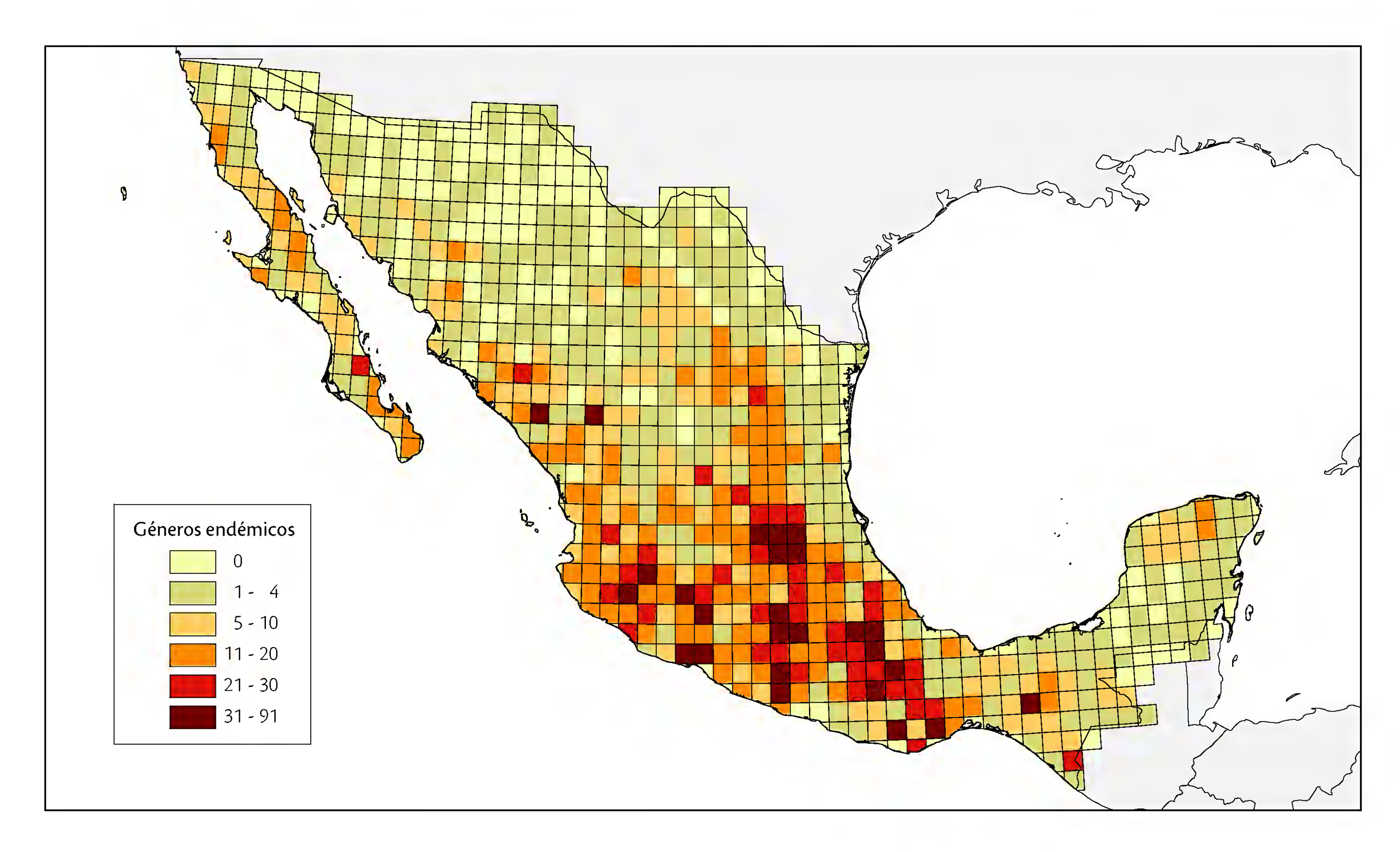


Figura 12.5 Patrones de riqueza estimada mediante ICE (véanse detalles en el texto) de géneros endémicos de angiospermas de México, en celdas de 0.5 por 0.5°.

Arita *et al.* (1997) para representar en cada celda de la retícula una medida de qué tan ampliamente distribuidas están las especies que habitan cada celda β_w; (que se relaciona inversamente con β_w, Arita *et al.* 2008). Esta medida es simplemente el promedio de la proporción del área de México que ocupan las especies que existen en cada celda, que genera mapas como el de la figura 12.6. Esta relación no considera explícitamente la identidad de las especies presentes en la celda ni la autocorrelación espacial en la distribución de las especies (Murguía 2005b), pero tiene la ventaja de que es fácil de definir y visualizar y no depende de la selección de regiones arbitrarias (Roberts *et al.* 2002; Pimm y Brown 2004).

En la figura 12.6 se observa que el patrón de endemismo-restricción geográfica es similar entre los grupos, que muestra en el norte áreas que en general están ocupadas por especies de distribución amplia, en relación con el sur de México, pero como ocurría con la diversidad α, la distribución geográfica varía en los detalles. Por ejemplo, los reptiles presentan regiones con especies de distribución restringida en la costa del Pacífico y en el noreste de la Península de Yucatán, mientras que en los anfibios es en el noroeste de México. La observación de que la distribución de las agregaciones de especies con áreas de distribución restringida no es coincidente para todos los grupos tiene profundas implicaciones para la conservación, ya que significa que no es factible usar unos grupos para diseñar la conservación de otros (veáse el capítulo 18 del volumen II de esta obra).

En la sección 12.4.1 se dijo que las relaciones de riqueza de especies entre grupos sugerían que, en promedio, las aves estarían más ampliamente distribuidas que los mamíferos, y estos que los reptiles y los anfibios, que son los de más alto endemismo (en el sentido de áreas de distribución de menor extensión). En la figura 12.7 se muestran los histogramas de proporción del área de México ocupada por las especies de las diferentes clases de vertebrados. Estos histogramas confirman la predicción derivada de las relaciones entre la riqueza de especies de los distintos grupos. Debe recordarse, sin embargo, que los histogramas de las áreas de distribución son dependientes de la escala de la medida (*i.e.* Stoms 1994; Lennon *et al.* 2001; Rahbeck 2005; Lira-Noriega *et al.* 2007). Por tanto, los resultados aquí presentados son únicamente válidos para la resolución de 0.5°, es decir, los patrones espaciales de diversidad podrían variar con la escala, ya que se sabe que tanto la riqueza de especies como la diversidad β son sensibles a la extensión y la resolución usada para el análisis (Lira-Noriega *et al.* 2007).

Como ya se dijo, la relación entre el número de especies de una celda y el área proporcional promedio de las especies que la habitan se puede presentar en una gráfica, llamada gráfica de diversidad-área de distribución. En la figura 12.8 se presentan estas relaciones. El patrón general observado es la existencia de una consistente, pero no sencilla, relación inversa entre la riqueza de especies de los sitios y de qué tan restringidas espacialmente son las especies que los habitan. En general, mientras mayor riqueza de especies tiene un sitio, más restringidas en su distribución son las especies que lo habitan. Esto se traduce en que la diversidad α y β para los vertebrados de México a escala de 0.5° se correlaciona de manera positiva, es decir, los sitios de mayor β_w tienen la mayor diversidad α, lo que significa que las especies raras (de distribución más restringida) contribuyen más a los patrones de riqueza de especies que las de distribución amplia. Esto ha sido observado en los patrones de aves en regiones con una alta diversidad y heterogeneidad, en el Sur de África, en contraste con los observados en el sureste de Escocia y del Reino Unido (Lennon *et al.* 2004). Sin embargo, el que las especies raras contribuyan proporcionalmente más a los patrones de riqueza de especies, se conecta con la frecuentemente comprobada relación entre riqueza de especies y rareza (véase Blackburn y Gaston 1996; Kerr 1997; Domínguez-Lozano y Schwartz 2005; Lamoreux *et al.* 2006). Las medidas de riqueza de especies y rareza aportan información complementaria sobre la variación de la diversidad biológica (véase Prendergast *et al.* 1993; Williams *et al.* 1996; Arita *et al.* 1997; Kerr 1997; Hughes *et al.* 2002; Jetz *et al.* 2004; Orme *et al.* 2005; Grenyer *et al.* 2006).

Los biomas más ampliamente distribuidos en México, que son las zonas áridas del altiplano, corresponden a las regiones de baja riqueza de especies proporcional y alto promedio de proporción ocupada de México (baja diversidad β). Los biomas que ocupan una menor superficie del territorio son los bosques tropicales de montaña, ricos en especies (alta diversidad β). La zona pico de máxima riqueza de especies y mínima área de distribución promedio corresponde a las montañas del norte de Oaxaca y Chiapas, como se muestra en la figura 12.9a. Si se reduce la diversidad local y se fija el área promedio de distribución, se llega a la región señalada en la figura 12.9b, que corresponde a la península de Yucatán. Los resultados para las aves presentados en la figura 12.9 son parecidos a los correspondientes para los otros grupos taxonómicos, y muestran cómo las asociaciones con dos biomas de proporción similar en el territorio nacional

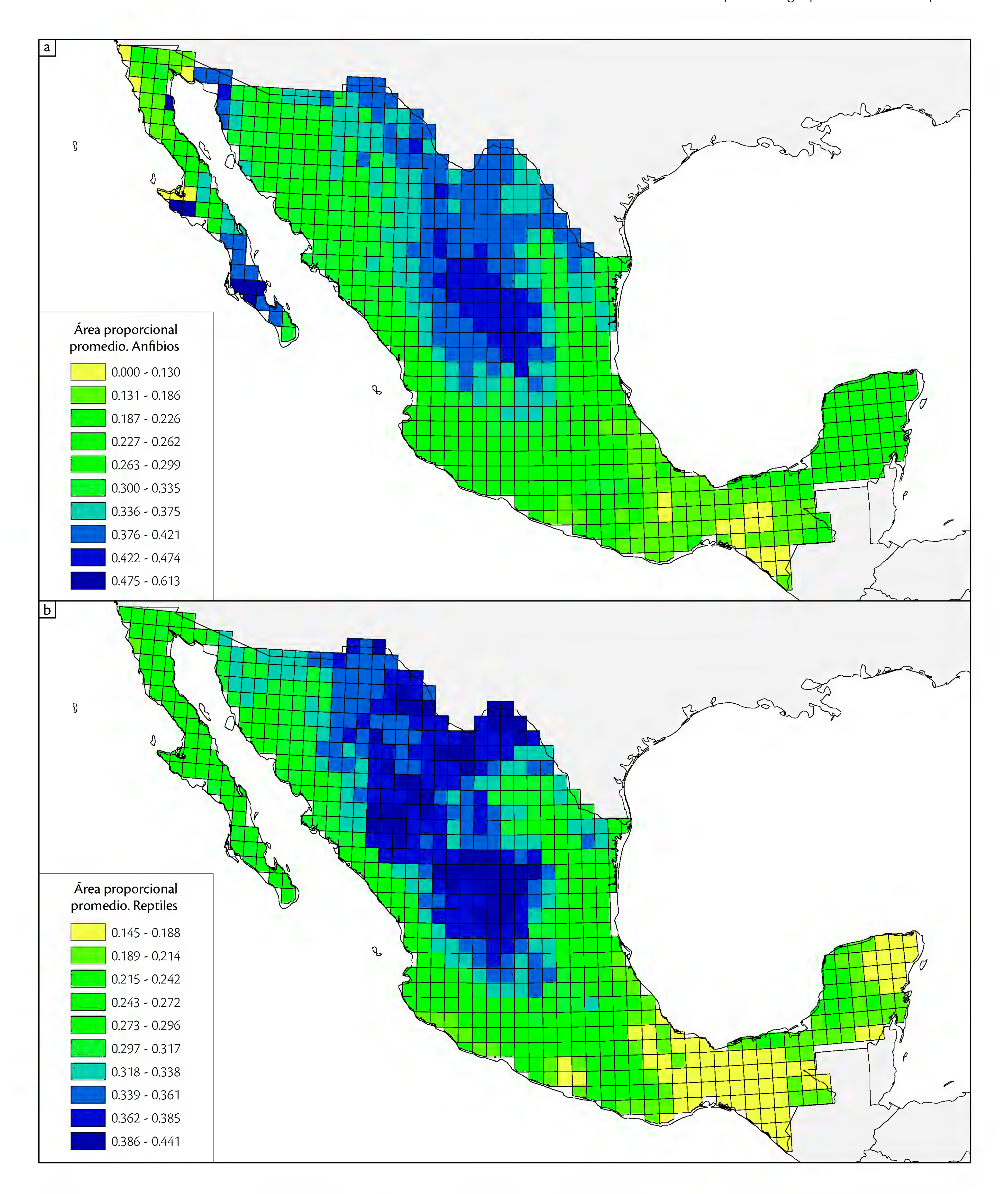


Figura 12.6 [*Esta página y la siguiente.*] Representación gráfica del promedio de área de distribución (como proporción del total de la superficie continental de México) de las especies que habitan cada celda de 0.5° del territorio mexicano. ***(a)*** Anfibios. ***(b)*** Reptiles. ***(c)*** Aves. ***(d)*** Mamíferos. Nota: Los tonos claros representan zonas ocupadas en promedio por especies de distribución restringida. El color azul oscuro representa regiones habitadas por especies de amplia distribución.[6]

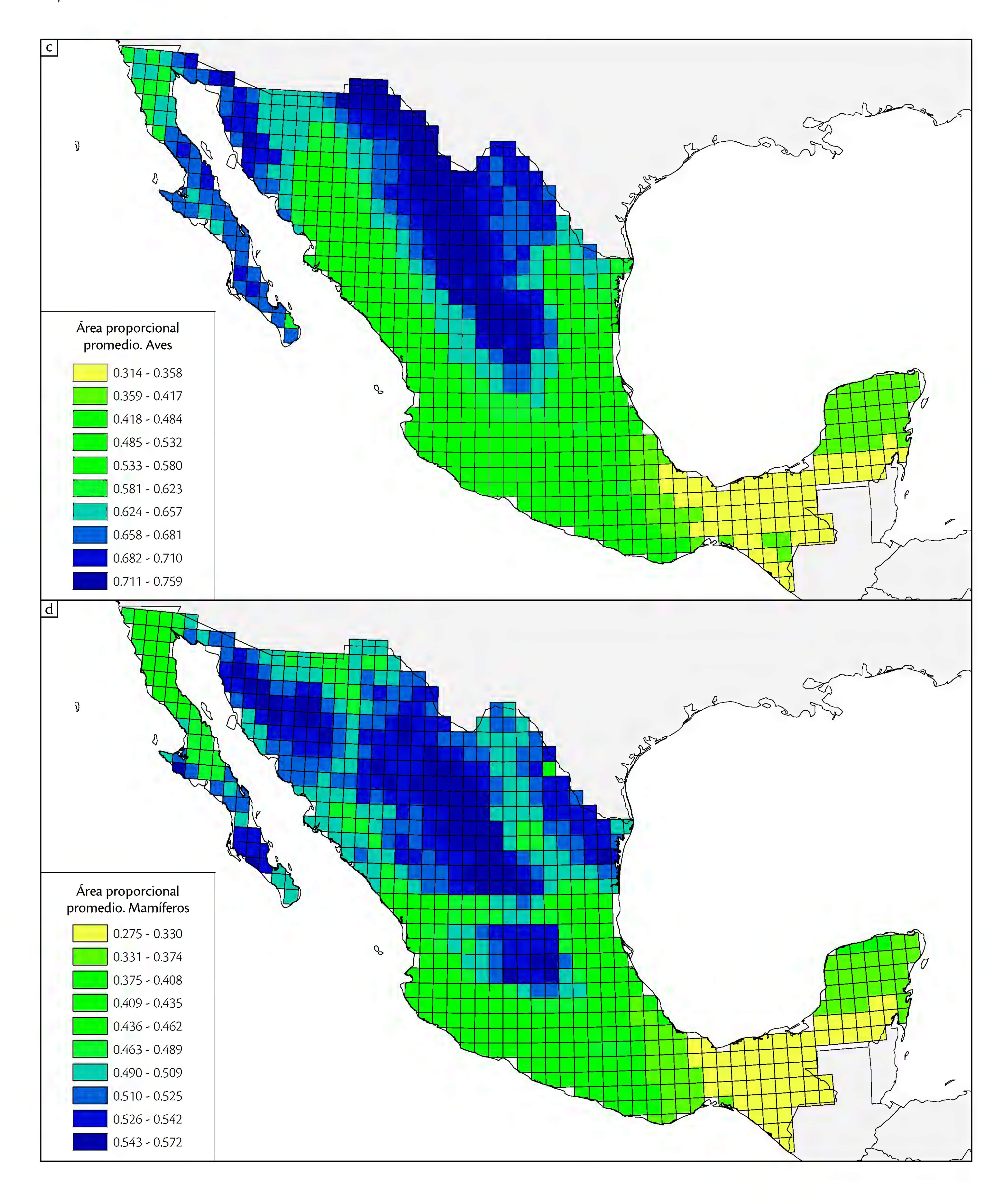


Figura 12.6 [*concluye*].

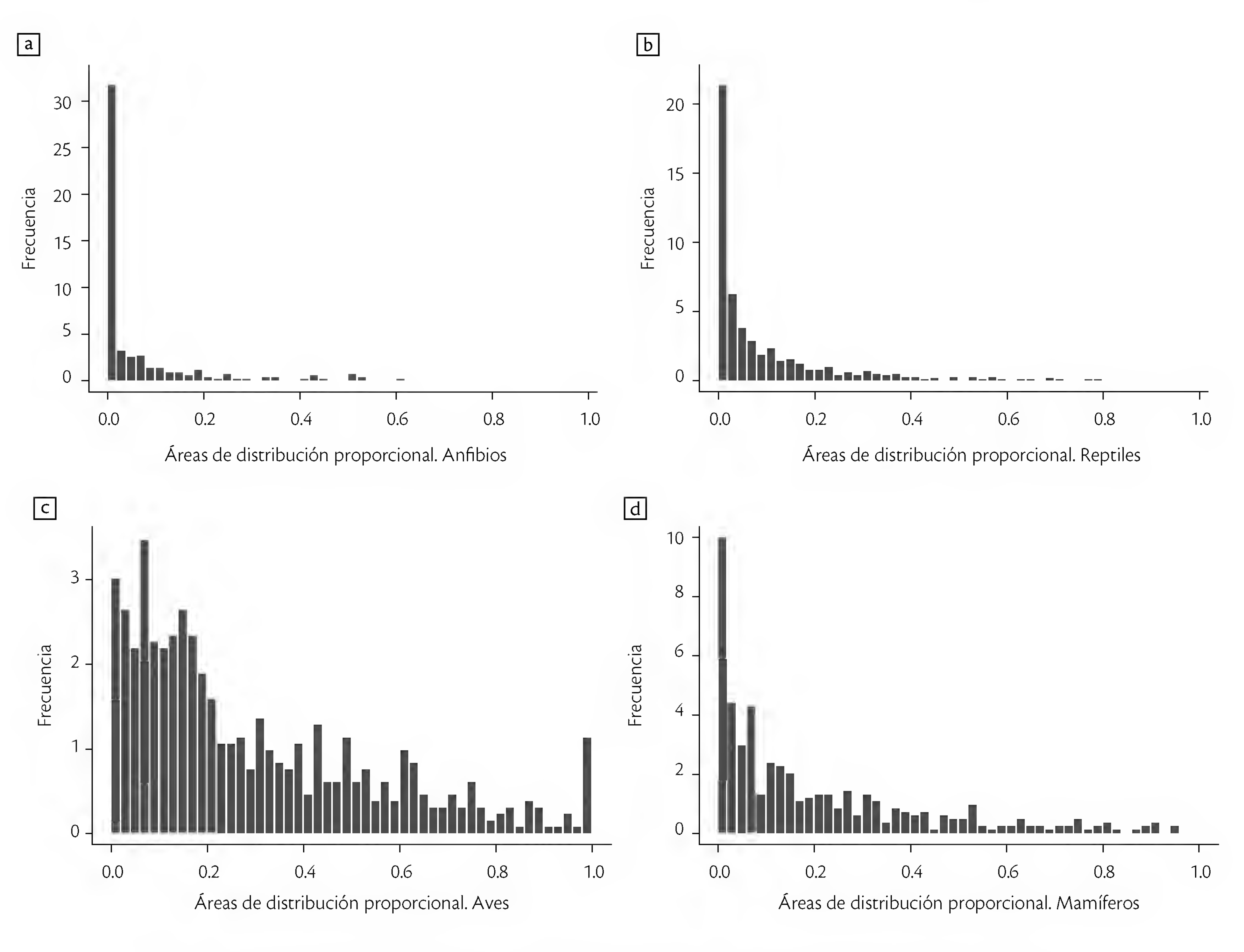


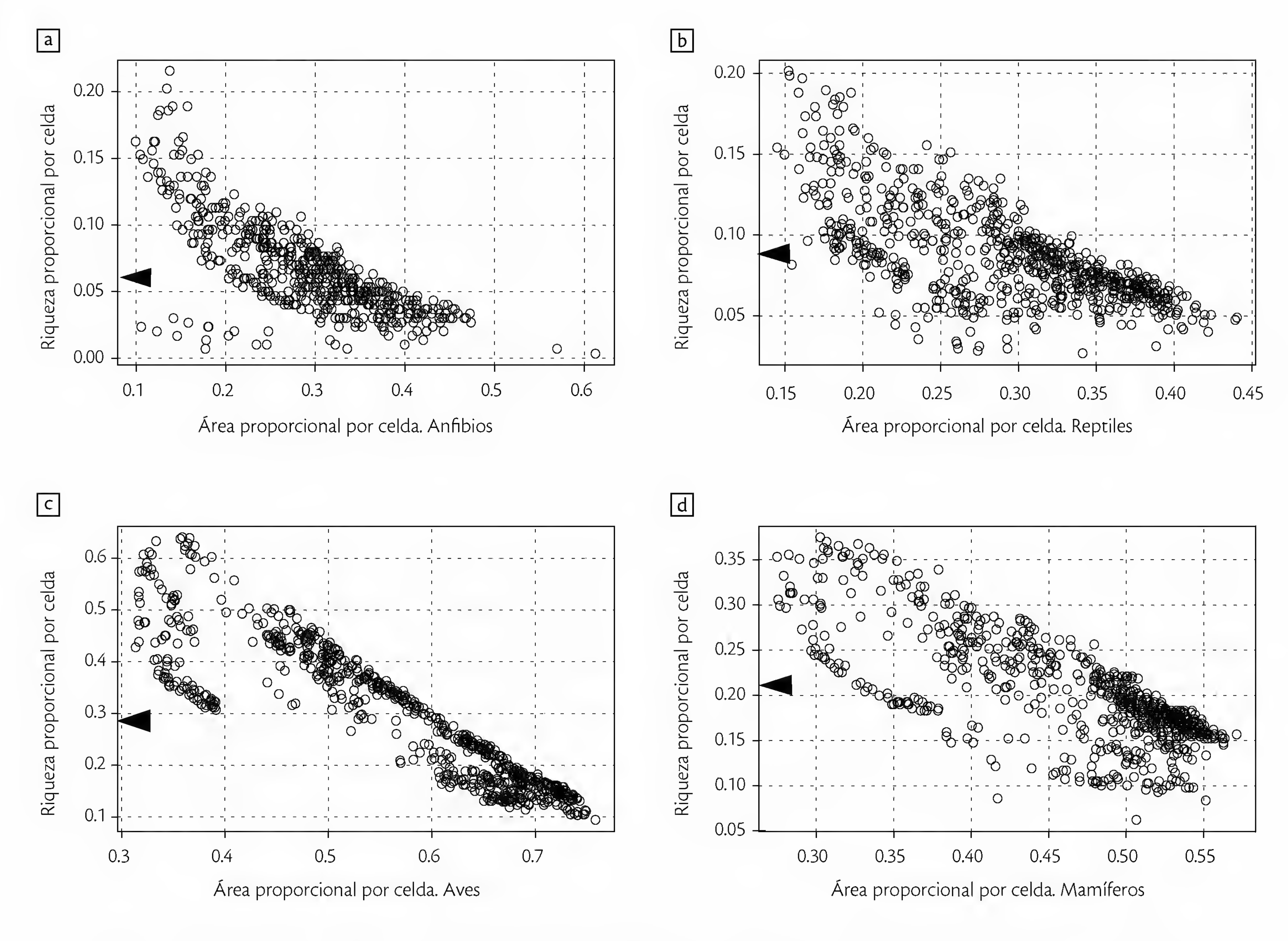
Figura 12.7 Distribución del área proporcional ocupada por las especies de los diferentes grupos.

(Yucatán y zonas montañosas tropicales del sureste), tienen proporciones de fauna muy diferentes.

Como se dijo al principio, β_w es simplemente el factor que relaciona el promedio de la diversidad α con la diversidad γ. A resolución de 0.5°, el factor β para las aves, mamíferos, reptiles y anfibios a escala nacional es, respectivamente, de 3.41, 4.95, 11.49 y 17.86 (por ejemplo, el total de especies de aves en México es 3.41 veces mayor que el promedio de especies en las celdas de 0.5°; y el total de especies de anfibios en México es 17.86 veces mayor que el promedio de especies en las mismas celdas). Aunque el valor de β_w estimado de esta manera no tiene límites máximos de escalamiento y depende del número total de especies consideradas (Koleff *et al.* 2003b), su significado es inmediato y muestra que los anfibios de México presentan un grado de endemismo-rareza geográfica muy superior a los otros grupos, seguidos de los reptiles y luego de los mamíferos y las aves.

Al analizar los patrones de diversidad, el alto valor de β tiene implicaciones importantes. Un factor β alto significa que el total del territorio tiene muchas más especies que la subregión promedio (Arita y León-Paniagua 1993), lo que a su vez implica que muy pocas celdas pueden contener proporciones altas de especies. Es decir que, como ya se mencionó (Fig. 12.7), las áreas de distribución de los anfibios y reptiles son más restringidas que las de mamíferos y aves, lo que indica que los reptiles y los anfibios tienen asociaciones más "estrictas" con los biomas de México, lo cual es importante para entender mejor cómo se estructuran los paisajes y comunidades e implica retos especiales para su conservación.

De la figura 12.9 podemos concluir que el área *per se* no tiene mayor influencia sobre la riqueza de especies, pero sí los gradientes ambientales resultado de la compleja orografía del territorio. Dichos gradientes ambientales pronunciados que ocurren en las zonas montañosas



Figuras 12.8 Gráficas de "diversidad-área de distribución" para los cuatro grupos de vertebrados terrestres analizados. Nota: las escalas son diferentes. El triángulo negro en cada gráfica señala la riqueza fraccional promedio que, como se demuestra en Arita *et al.* 2008, es el inverso del valor de β_w.

tropicales son los principales determinantes de la mayor diversidad encontrada en dichas regiones, como apuntó Janzen (1967) al examinar cómo la variación latitudinal y climática podrían moldear la evolución de las tolerancias fisiológicas y, en consecuencia, determinar la resistencia topográfica a la dispersión, y por medio de ella influir en su rango de distribución geográfica. De esta forma, las montañas se han considerado barreras fisiográficas, dado el cambio abrupto de condiciones climáticas entre los valles de baja altitud y las zonas de mayor altitud.

Una tarea pendiente es la de obtener correlaciones entre factores fisiográficos o climatológicos con las medidas del área de distribución promedio de las especies de cada cuadro. Este ejercicio sin duda arrojará información valiosa para entender mejor las causas de la distribución espacial de las especies de vertebrados terrestres de México.

12.5.2 Géneros de angiospermas

En la figura 12.10 se muestra una gráfica que relaciona la proporción de géneros de angiospermas nativos de México respecto a la extensión de sus áreas de distribución (en porcentaje de ocupación del país). El primer punto de la gráfica muestra que más de 50% de los géneros de angiospermas tienen un área de distribución menor o igual a 5% de la superficie del territorio nacional. En sentido estricto, esta área de distribución es menor a 5%, pues las áreas de distribución se calcularon con base en una retícula con celdas de 0.5°, por lo que no necesariamente el género se distribuye en toda la superficie de cada cuadro en donde se ha recolectado. Como ya se ha anotado (Soberón *et al.* 2005), la diversidad β_w es el recíproco del área de distribución de las especies dentro de una región dada. En este caso, aunque el análisis se hizo para géne-

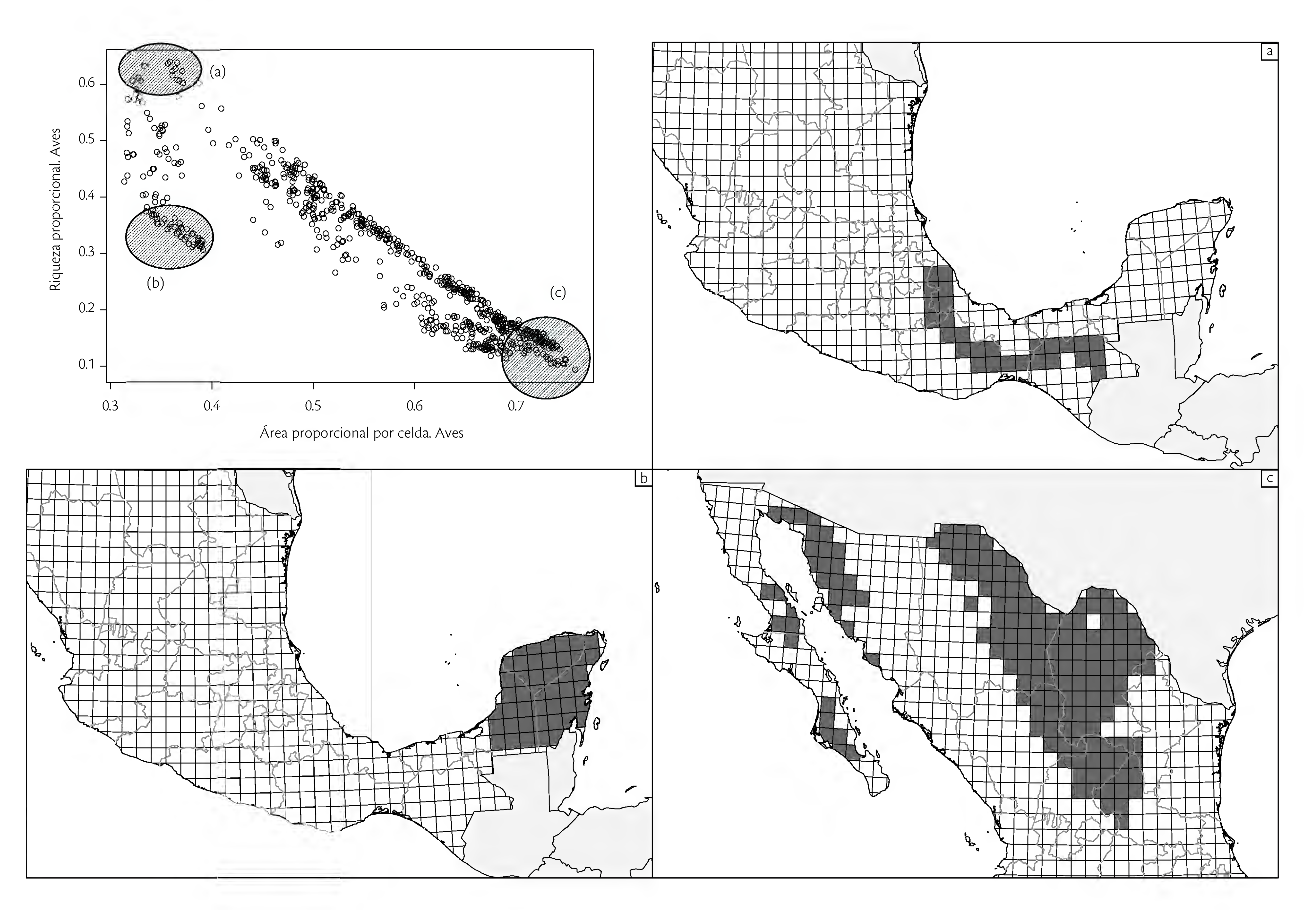


Figura 12.9 Diferentes partes de la gráfica "diversidad-área de distribución" para aves, con su región geográfica correspondiente. Las regiones ***(a)*** y ***(b)*** tienen valores similares (bajos) de promedio del área de distribución y valores contrastantes de número de especies. La región ***(c)*** corresponde a celdas con el mínimo número de especies, en promedio, con la máxima área de ocupación en el territorio.

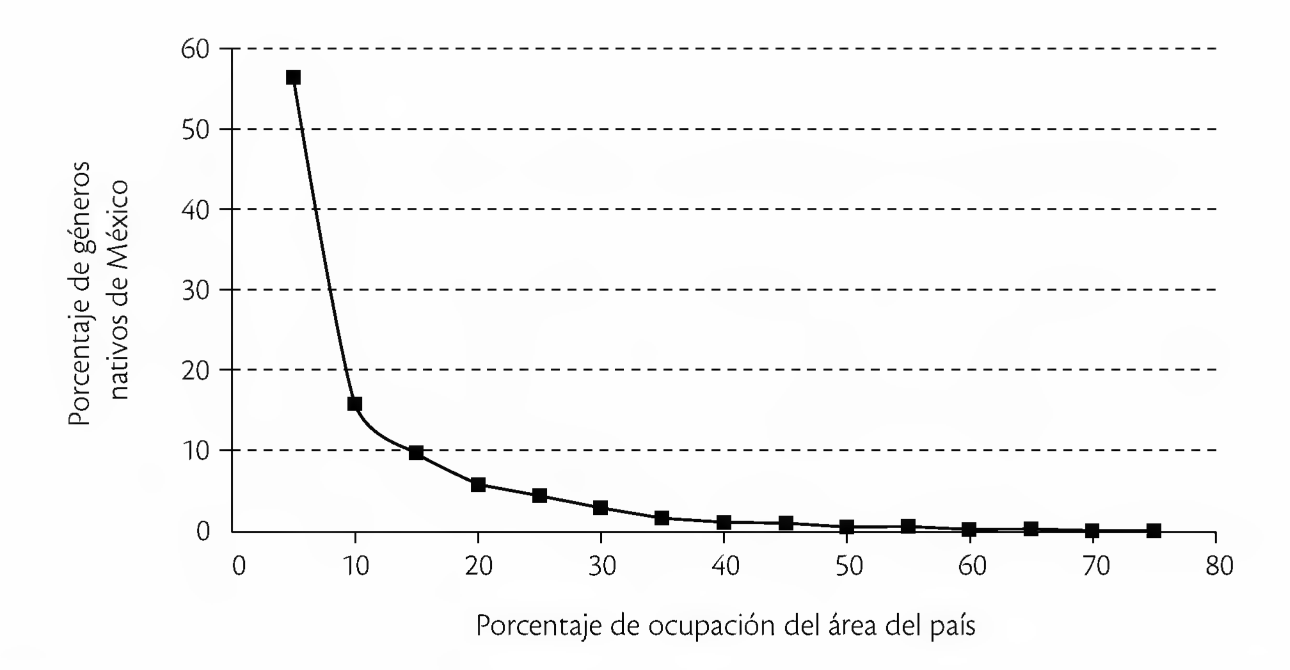


Figura 12.10 Relación entre la proporción de géneros de angiospermas nativos de México y la extensión de sus áreas de distribución (en porcentaje de ocupación del país).

ros, sucede también que los taxones con áreas de distribución pequeñas dentro del área de estudio son indicadores de altos valores de diversidad β_w.

Considerando lo anterior, a pesar de que la región centro registra, a un escala de celdas de 0.5°, una riqueza de géneros local relativamente baja, en la altiplanicie mexicana habitan 1 165 géneros de plantas (Villaseñor 2004); este número elevado se explica por la reducida área de distribución de muchos géneros (alta diversidad β_w).

Whittaker (1972) hizo notar que considerando los procesos evolutivos, la diversidad β para muchos grupos debería ser mayor en las zonas tropicales que en las regiones templadas. Esta predicción confirma la curva de riqueza de especies observada para varios grupos que se han estudiado en el continente americano, cuyos valores de riqueza de especies más altos se presentan alrededor del Ecuador, es decir, se observa el patrón latitudinal de la riqueza de especies. No obstante, diferentes estudios sobre la diversidad β han reportado a escala continental una curva con dos picos, con valores de alta diversidad β en latitudes alrededor de los trópicos de Cáncer y de Capricornio, que en México coincide más o menos con los límites biogeográficos de las regiones Neártica y Neotropical (Willing y Gannon 1997; Koleff *et al.* 2003a).

El patrón de los géneros endémicos mostrado en la figura 12.5 es congruente con la propuesta de que el componente β permite identificar la zona de transición entre componentes neárticos y neotropicales, que están acompañados de eventos vicariantes producidos por la aparición de las sierras Madre y el Eje Neovolcánico. En los estudios de Ramamoorthy *et al.* (1993), Lobo y Halffter (2000), Halffter (2003) y Morrone (2005) se ha argumentado que en la zona transicional (sierras Madre Oriental y Occidental, Eje Neovolcánico, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur), se superponen elementos neárticos y neotropicales producto de diferente expansiones biogeográficas, en donde no solo resulta interesante la "mezcla" biótica de esta zona de transición, sino también la evolución *in situ* de numerosos taxones endémicos.

Al comparar estos resultados con los estudios en el nivel de especies de *Opuntia* y *Agave* realizados por Golubov *et al.* (2005), se desprende que estos autores encontraron una relación inversa entre las diversidades α y β, ya que mientras se observa una alta riqueza de especies de *Opuntia* en el Desierto Chihuahuense, en esta zona se encontró una diversidad β baja, resultando la zona de mayor importancia la parte alta del Golfo de California, que tiene un alto grado de endemismos. También observaron valores bajos en la diversidad α y β en la zona sureste y bajo Golfo de México.

12.6 Los patrones espaciales de diversidad y sus implicaciones

En lo que se refiere a la diversidad α, este capítulo resume en gran medida los resultados conocidos, esto es, que la mayor riqueza de especies de muchos taxones se presenta en el sureste de México o en los desiertos del noroeste (como se indica en los apartados 12.4.2 y 12.5.1; véase también Ramamoorthy *et al.* 1993) y que para las plantas existen concentraciones de endemismos en el Eje Neovolcánico, aunque se enmascara el alto grado de endemismos en el nivel de especies de las zonas áridas (Rzedowski 1991).

No obstante, los patrones varían con la escala de resolución que se utiliza (véase el recuadro 12.2).

Los resultados muestran que la distribución espacial de la riqueza de especies, a 0.5° de resolución (Fig. 12.1), a grandes rasgos es similar pero no idéntica para los grupos examinados (Rodríguez *et al.* 2005). Eso implica que ningún grupo por sí solo puede servir para identificar los sitios de mayor biodiversidad a resoluciones de celdas individuales; sin embargo, en los agregados de celdas sí existen buenas correlaciones (Prendergast *et al.* 1993; Moritz *et al.* 2001). El segundo resultado importante es que el elevado valor de β para reptiles y anfibios implica que por sí sola ninguna región razonablemente pequeña del territorio contiene una proporción alta de las especies de México. En contraste, hay celdas de 0.5° que contienen hasta 60% de las especies de aves de México. Aparentemente, en México se puede aplicar la idea de *hotspots* (Mittermeier *et al.* 1998) más fácilmente para aves que para otros grupos. Sin embargo, incluso para estas, la conectividad entre distintos hábitats, la funcionalidad de ecosistemas a escalas grandes (Kareiva y Marvier 2003) y los movimientos migratorios de muchas especies implican que una estrategia de conservación simple, basada solamente en *hotspots*, no es suficiente, ni siquiera para las aves de México, y mucho menos para los grupos altamente β-diversos.

La figura 12.11 muestra la relación entre la riqueza de especies proporcional y el área promedio de distribución, donde la posición en que se ubica cada grupo está determinada por el componente β. Las líneas curvas representan los límites matemáticos de la relación (Arita *et al.* 2008). Esto es, por arriba de las curvas es matemáticamente imposible que existan combinaciones observadas de riqueza de especies y de área promedio de distribución. Los grupos β-diversos (como los anfibios y reptiles) presentan una curva sesgada hacia la izquierda, de forma plana, de manera que no hay zonas con una alta riqueza de especies proporcional habitadas por especies de distribución amplia. Por el contrario, las aves tienen una menor diversidad β, con curvas sesgadas a la derecha,

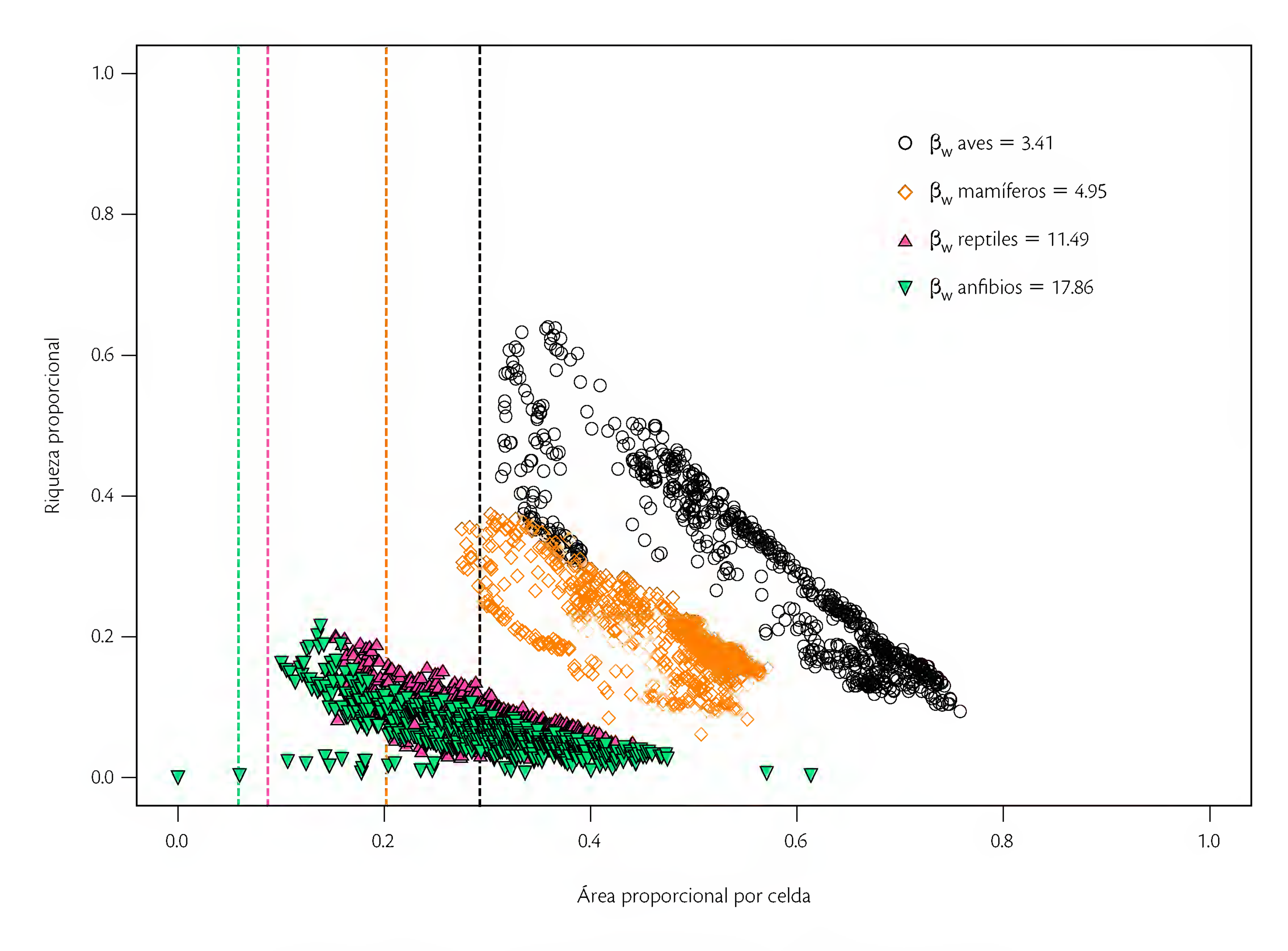


Figura 12.11 Superposición de las gráficas "diversidad-área de distribución" para los vertebrados terrestres, incluyendo las regiones.

con la posibilidad de encontrar muchos sitios de alta riqueza de especies, porque las aves tienden a tener distribuciones más amplias; es decir, hay más superposición en sus áreas de distribución y menor recambio en la composición de sus especies.

En el caso de las plantas, esta primera aproximación a nivel genérico ha revelado algunos patrones generales de gran importancia. Por ejemplo, existen zonas con concentraciones de hasta 1 120 géneros, lo que implica, sobre la base de la relación del número de géneros con el número de especies registradas a la fecha (Soberón *et al.* 2007), que las especies presentes son al menos 5 500. Pocas regiones en el mundo y pocos países ostentan tales grados de endemismo en el nivel de género, por lo que a pesar de que los patrones de las plantas deberán revaluarse en el nivel de especies en un análisis que considere las áreas de distribución de las especies para las diversas familias de plantas, esta visión general debe considerarse en la identificación de las áreas de importancia para la conservación. Sin duda, en los análisis posteriores que consideren las áreas de distribución de las especies se observarán variantes en los patrones reportados en el nivel de género, como lo demuestran los análisis de Golubov *et al.* (2005) y los diversos estudios regionales ya mencionados.

Conocer el componente β en los patrones de diversidad es de suma importancia, por las implicaciones que tiene para la conservación de una proporción representativa de las especies y, más aún, porque las especies de distribución restringida usualmente son las de mayor prioridad. Por ejemplo, en el caso de los grupos α-diversos, como las aves, y en regiones que pueden considerarse *hotspots*, las reservas de la biosfera pueden ser una opción de manejo adecuada dado que suelen comprender áreas extensas con una zonificación de uso de suelo bien establecida (Halffter 1984; 1988). Al ser México pionero internacionalmente en el establecimiento de este tipo de reservas (Halffter 1987), bien puede ser el momento de evaluar con seriedad su papel real en la conservación. Por otro lado, para grupos β-diversos como los anfibios y reptiles, y en regiones de alta heterogeneidad como el Eje Neovolcánico, sería más adecuado pensar en estrategias como la implementación legal y la práctica de nuevos modelos de conservación, como las reservas archipiélago (Halffter 2005) o una decidida apuesta por el manejo sustentable y de bajo impacto de zonas fuera de las áreas protegidas.

Sin duda, los patrones de distribución de la biodiversidad descritos proporcionan información valiosa, y una línea a futuro es corroborar cómo se correlacionan con las variables climáticas y energéticas (por ejemplo, como los estudios de Hawkins *et al.* 2003), que han documentado claras asociaciones del número de especies con variables relacionadas con la cantidad de energía y agua disponible.

Notas

1 La localidad se ha definido como la escala espacial a la cual un organismo desarrolla su ciclo de vida completo; sin embargo, al hablar de conjuntos de especies se ha considerado la escala en la que interaccionan los organismos de una misma población, lo cual no resulta trivial de definir en un espacio geográfico.

2 Usamos el subíndice "w" para distinguir otros conceptos de β a los que nos referimos de manera general, que no hacen referencia solo a la relación de la riqueza de especies entre dos áreas, como propuso originalmente Whittaker (1960; véase Koleff 2005).

3 La relación de qué tan pequeña debe ser el área para determinar α respecto a γ, usualmente es arbitraria.

4 Aquí no hemos considerado los estudios que utilizan medidas de similitud/disimilitud, aunque estas se han usado como medidas de diversidad β ya que no hacen mención a este aspecto o al estudio de patrones de diversidad.

5 Idealmente se debería estudiar la región biogeográfica; en el caso de México sería el continente, ya que está ubicado en la zona de confluencia de las regiones Neártica y Neotropical. No obstante, el estudio, considerando como dominio una región geopolítica, es decir, el territorio continental de México, nos parece de gran relevancia para los fines de esta obra.

6 Pueden ser también especies con amplia distribución en el mundo o la región biogeográfica que alcanzan su límite de distribución en territorio mexicano y, por lo tanto, ocupan solo una pequeña proporción de la superficie continental.

Referencias

AOU. 1998. *Checklist of North American birds*, American Ornithologists' Union, Washington, D.C.

Arhennius, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* **9**:95-99.

Arita, H.T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México, en R.A. Medellín y G. Ceballos (eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., México, pp. 109-128.

Arita, H.T. 1997. The non-volant mammal fauna of Mexico: Species richness in a megadiverse country. *Biodiversity Conservation* **6**:787-795.

Arita, H.T. 2001. *Patrones geográficos de diversidad de los mamíferos terrestres de América del Norte*. Proyecto Q068 Bases de datos SNIB-CONABIO. Instituto de Ecología, UNAM.

Arita, H.T. 2007. *Patrones geográficos de diversidad de los mamíferos terrestres de América del Norte*. Base de datos SNIB-REMIB, en <*http://www.conabio.gob.mx/informacion/mamiferos/doctos/presentacion.html*> (consultada en enero de 2007).

Arita, H.T., y L. León-Paniagua. 1993. Diversidad de mamíferos terrestres. *Ciencias* **7**:13-22.

Arita, H.T., y G. Ceballos. 1997. *Escalas y la diversidad de mamíferos de México*. Proyecto P075 Bases de datos SNIB-CONABIO. Instituto de Ecología, UNAM.

Arita, H.T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez y K.S.D. Prado. 1997. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology* **11**:92-100.

Arita, H.T., y F. Figueroa. 1999. Geographic patterns of body-mass diversity of Mexican mammals. *Oikos* **85**:310-319.

Arita, H.T., y P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate, and the scaling of species diversity. *Ecography* **25**:541-553.

Arita, H.T., A. Christen, P. Rodríguez y J. Soberón. 2008. Species diversity and distribution in presence-absence matrices: Mathematical relationships and biological implications. *American Naturalist* **172**:519-532.

Atmar, W., y B.D. Patterson. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* **96**:373-382.

Atmar, W., y B.D. Patterson. 1995. *The nestedness temperature calculator: A visual basic program, including 294 presence-absence matrices*. AICS Research Incorporate, University Park, NM-The Field Museum, Chicago. <*http://aics-research.com/nestedness/tempcalc.html*>.

Azovski, A.I. 2002. Size-dependent species area relationships in benthos. Is the world more diverse for microbes? *Ecography* **25**:273-282.

Balvanera, P. 1999. *Diversidad beta, heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales en una selva baja caducifolia*. Tesis de doctorado, UNAM.

Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1990. *Ecology: Individuals, populations, and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Blackburn, T.M., y K.J. Gaston. 1996. The distribution of bird species in the New World: Patterns in species turnover. *Oikos* **77**:146-152.

Brown, J. 1995. *Macroecology*. Chicago University Press, Chicago.

Ceballos, G., y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals, en M. Mares y D.J. Schmidly (eds.), *Latin American mammalogy: History, diversity and conservation*. University of Oklahoma Press, Norman, pp. 167-198.

Ceballos, G., y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México, II: Patrones de endemicidad, en R.A. Medellín y G. Ceballos (eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., México, pp. 87-108.

Ceballos, G., R.A. Medellín y P. Rodríguez. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: Mammalian diversity, endemicity and endangerment. *Ecological Applications* **8**:8-17.

Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales, R. Medellín, L. Medrano-González y G. Oliva. 2005. Diversidad y conservación de los mamíferos de México, en G. Ceballos y G. Oliva (coords.), *Los mamíferos silvestres de México*. CONABIO-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 21-66.

Ceballos, G., y G. Oliva (coords.). 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. CONABIO-Fondo de Cultura Económica, México.

Colwell, R.K., y J.A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions Royal Society London B* **335**:101-118.

Contreras-Balderas, S. (Remitido a revisión). Checklist of the continental fishes of Mexico.

Cornell, H.V., y J.H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* **61**:1-12.

Darwall, W.R.T. 2005. Identifying important sites for conservation of freshwater biodiversity: Extending the species-based approach. *Fisheries Management and Ecology* **12**:287-293.

Dávila, P., M.C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J.L. Villaseñor, A. Casas *et al.* 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **11**:421-442.

Dickson, H., y R. Moore. 1998. *Fishes of the Gulf of Mexico. Texas, Louisiana, and adjacent waters*. Texas A&M University Press, College Station.

Domínguez-Lozano, F., y M.W. Schwartz. 2005. Patterns of rarity and taxonomic group plant in plants. *Biological Conservation* **126**:146-154.

Escalante, P., A.G. Navarro y A.T. Peterson. 1993. A geographic, historical and ecological analysis of land bird diversity in Mexico, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J.F. (eds.), *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 281-307.

Escalante, T., D. Espinosa y J.J. Morrone. 2002. Patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) **87**:47-65.

Escobar, F. 2005. *Diversidad, distribución y uso de hábitat de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeideae:*

Scarabaeinae) en montañas de la Región Neotropical. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, A.C, Xalapa.

Fa, J.E., y L.M. Morales. 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico, en T.P. Ramamoorthy, A. Bye, A. Lot y J.E. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 319-361.

Faivovich, J., C.F.B. Haddad, P.C.A. García, D.R. Frost, J.A. Campbell, W.C. Humphries, C.J.R.I. van Wright y P.H. Williams. 1991. Biodiversity reserves: Setting new priorities for the conservation of wildlife. *Parks* **2**: 34-38.

Favila, M.E. 2005. Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en Los Tuxtlas, México, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 209-219.

Findley, L.T., M.E. Hendricks, R.C. Brusca, A.M. van der Heiden y P.A. Hastings. 1996. Preliminary ichthyofaunal analysis from a macrofaunal database on the Gulf of California, Mexico, en *Abstracts*, 75th Annual Meeting, American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Nueva Orleans, p. 138.

Finlay, B.J. 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* **296**: 1061-1063.

Flores-Villela, O. 1991. *Análisis de la distribución de la herpetofauna de México*. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Flores-Villela, O. 1993a. Herpetofauna mexicana. *Special Publications, Carnegie Museum of Natural History* **17**: 1-73.

Flores-Villela, O. 1993b. Herpetofauna of Mexico: Distribution and endemism, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico: Origins and distributions*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 253-280.

Flores-Villela, O. 2008. Áreas potenciales de distribución y GAP análisis de la herpetofauna de México. Proyecto DS009. Base de datos SNIB-CONABIO. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Flores-Villela, O., y P. Gerez. 1988. *Conservación en México: síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso del suelo*. Inireb-Conservation International, México.

Flores-Villela, O., y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. CONABIO-UNAM, México.

Flores-Villela, O., y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) **20**: 115-144.

Flores-Villela, O., L. Ochoa-Ochoa y C.E. Moreno. 2005. Variación latitudinal y longitudinal de la riqueza de especies y la diversidad beta de la herpetofauna mexicana, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 143-152.

Froese, R. 2000. Biodiversity: Concepts, data, and preliminary results, en <*http://www.earthscape.org/r1/frr02/*> (consultada en septiembre de 2007).

Froese, R., y D. Pauly (ed.). 2008. *FishBase*, en <*www.fishbase.org*>, version (02/2008).

Frost, D.R., *et al.* 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **297**: 1-370.

García-Trejo, E., y A.G. Navarro-Sigüenza. 2004. Patrones biogeográficos de la riqueza de especies y el endemismo de la avifauna en el oeste de México. *Acta Zoológica Mexicana* **20**: 167-185.

Gaston, K.J. 1996. Species richness: Measure and measurement, en K.J. Gaston (ed.), *Biodiversity. A biology of numbers and differences*. Blackwell Science, Oxford, pp. 77-113.

Gaston, K.J., y T.M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.

Gilbert, C.R., 1976. Composition and derivation of the North American fish fauna. *Florida Scientist* **39**: 104-111.

Golubov, J., M.C. Mandujano y F. Mandujano. 2005. Diversidad alfa y beta en *Opuntia* y *Agave*, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 221-230.

Gómez de Silva, H. 2005. Límites inferiores de la diversidad alfa de aves en México y contribuciones al estudio de comunidades con baja diversidad, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 97-108.

González-García, F., y H. Gómez de Silva. 2003. Especies endémicas: riqueza, patrones de distribución y retos para su conservación, en H. Gómez de Silva y A. Oliveras de Ita (eds.), *Conservación de aves. Experiencias en México*. CONABIO-Cipamex, México, pp. 24-85.

Gotelli, N.J., y R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**: 379-391.

Grenyer, R., C.D.L. Orme, S.F. Jackson, G.H. Thomas, R.G. Davies *et al.* 2006. The global distribution and conservation of rare and threatened vertebrates. *Nature* **444**: 93-96.

Halffter, G. 1984. Biosphere reserves: The conservation of nature for man, en *Conservation, science, and society*, vol. II. UNESCO-UNEP, p. 45.

Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* **32**: 95-114.

Halffter, G. 1988. El concepto de reserva de la biosfera, en P. Reyes-Castillo (ed.), *El futuro del hombre en la naturaleza:*

ensayos sobre reservas de la biosfera. Publicaciones del Instituto de Ecología, México, pp. 79-111.

Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central, en J.J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp. 87-97.

Halffter, G. 2005. Towards a culture of biodiversity conservation. *Acta Zoológica Mexicana* **21**:133-153.

Halffter, G., y C.E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 5-18.

Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). 2005. *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.

Hall, E.R. 1981. *The mammals of North America*. 2 vols. John Wiley, Nueva York.

Harte, J., y A.P. Kinzing. 1997. On the implications of species-area relationships for endemisms, spatial turnover and food-web patterns. *Oikos* **80**:417-427.

Hawkins, B.A., E. Porter y J.A.F. Diniz-Filho. 2003. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology Letters* **84**:1608-1623.

Hernández, H.M., y R.T. Bárcenas. 1995. Endangered cacti in the Chihuahua Desert. I: Distribution patterns. *Conservation Biology* **9**:1176-1188.

Hernández, H.M., y R.T. Bárcenas. 1996. Endangered cacti in the Chihuahua Desert. II: Biogeography and Conservation. *Conservation Biology* **10**:1200-1209.

Horner-Devine, M.C., M. Lage, J.B. Hughes y B. Bohannan. 2004. Taxa-area relationship for bacteria. *Nature* **432**: 750-753.

Howell, S.N.G., y S. Weeb, 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press. Oxford.

Hughes, T.P., D.R. Bellwood y S. Connolly. 2002. Biodiversity hotspots, centres of endemicity, and the conservation of coral reefs. *Ecology Letters* **5**:775-784.

Hydro-1K. En <*http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/index.asp*>.

Illoldi-Rangel, P., V. Sánchez-Cordero y A.T. Peterson. 2004. Predicting distributions of Mexican mammals using ecological nice modeling. *Journal of Mammalogy* **85**: 658-662.

Janzen, D.H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist* **101**:233-249.

Jetz, W., y C. Rahbek. 2002. Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science* **297**:1548-1551.

Jetz, W., C. Rahbek y R.K. Colwell. 2004. The coincidence of rarity and richness and the potential historical signature of centers of endemism. *Ecology Letters* **7**:1180-1191.

Kareiva, P., y M. Marvier. 2003. Recent calls to direct conservation funding to the world's biodiversity hotspots may be bad investment advice. *American Scientist* **91**:344-351.

Kerr, J.T. 1997. Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology* **11**: 1094-1100.

Koleff, P. 2002. *Spatial species turnover: Patterns, determinants, and implications*. Tesis de doctorado, University of Sheffield, R.U.

Koleff, P. 2005. Conceptos y medidas de la diversidad beta, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 19-40.

Koleff, P., y K.J. Gaston. 2001. Latitudinal gradients in diversity: Real patterns and random models. *Ecography* **24**: 341-351.

Koleff, P., K.J. Gaston y J.J. Lennon. 2003a. Are there latitudinal gradients in species turnover? *Global Ecology and Biogeography* **12**:483-498.

Koleff, P., K.J. Gaston y J.J. Lennon. 2003b. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* **72**:367-382.

Krebs, C.J. 1978. *The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper and Row, Nueva York.

Lamoreux, J.F., J.C. Morrison, T.H. Ricketts, D.M. Olson, E. Dinerstein *et al.* 2006. Global tests of biodiversity concordance and the importance of endemism. *Nature* **440**:212-214.

Lennon, J.J., P. Koleff, J.J.D. Greenwood y K.J. Gaston. 2001. The geographical structure of British bird distributions: Diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* **70**:966-979.

Lennon, J.J., P. Koleff, J.J.D. Greenwood y K.J. Gaston. 2004. Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness. *Ecology Letters* **7**:81-87.

Lira-Noriega, A. 2006. *Diversidad beta de las aves de México*. Tesis de maestría, Instituto de Ecología, UNAM, México.

Lira-Noriega, A., J. Soberón, A.G. Navarro-Sigüenza, A.T. Peterson y Y. Nakazawa. 2007. Scale-dependency of diversity components estimated from primary biodiversity data and distribution maps. *Diversity and Distributions* **13**:185-195.

Lobo, J., y G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): A comparative study. *Annals of the Entomological Society of America* **93**:115-126.

Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α, β and γ diversity. *Ecology Letters* **3**:73-76.

Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, Londres.

McEachran, J., y J.D. Fechhelm. 1998. *Fishes of the Gulf of Mexico*, vol. 1. University of Texas Press, Austin.

McNyset, K.M. 2005. Use of ecological niche modelling to predict distributions of freshwater fish species in Kansas. *Ecology of Freshwater Fish* **14**: 243-255.

Miller, R.R., W.L. Minckley y S.M. Norris. 2005. *Freshwater fishes of Mexico*. Chicago University Press, Chicago.

Mittermeier, M.A., N. Myers y J.B. Thomsen. 1998. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: Approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* **12**: 516.

Mittermeier, R., y C. Goettsch Mittermeier. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México, en J. Sarukhán y R. Dirzo (comps.), *México ante los retos de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 57-62.

Morafka, D.J. 1977. A biogeographical analysis of the Chihuahuan Desert through its herpetofauna. *Biogeographica*, vol. IX, W. Junk B.V. Publishers, La Haya.

Moreno, C.E., y G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of alpha, beta and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* **10**: 367-382.

Moritz, C., K.S. Richardson, S. Ferrier, G.B. Monteith, J. Stanisic *et al.* 2001. Biogeographical concordance and efficiency of taxon indicators for establishing conservation priority in a tropical rainforest biota. *Proceedings of the Royal Society of London, B* **268**: 1875-1881.

Morrone, J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**: 207-252.

Mourelle, C., y E. Ezcurra. 1997. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *Journal of Vegetation Science* **8**: 547-558.

Munguía, M. 2006. *Relación entre el área de distribución y el nicho ecológico: implicaciones ecológicas en los mamíferos endémicos de México*. Tesis de maestría, unam, México.

Murguía, M. 2005a. *Biogeografía cuantitativa: un análisis de métodos y desarrollo de herramientas*. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, unam, México.

Murguía, M. 2005b. La estadística espacial como herramienta de análisis de la biodiversidad, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 63-72.

Navarro-Sigüenza, A.G. 1992. Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre del Sur, Guerrero, Mexico. *Condor* **94**: 29-39.

Navarro-Sigüenza, A.G., A.T. Peterson y A. Gordillo-Martínez. 2003. Museums working together: The atlas of the birds of Mexico. *Bulletin of the British Ornithologist's Club* **123A**: 207-225.

Navarro-Sigüenza, A.G., y L.A. Sánchez-González. 2003. La diversidad de las aves, en H. Gómez de Silva y A. Oliveras de Ita (eds.), *Conservación de aves. Experiencias en México*. Conabio-Cipamex, México, pp. 24-85.

Navarro-Sigüenza, A.G., y A.T. Peterson. 2008. Mapas de las aves de México basados en web. Proyecto CE015. Conabio, México.

Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the world*. 4ª ed. John Wiley, Hoboken, Nueva Jersey.

Noguez, A.M., H.T. Arita, A.E. Escalante, L.J. Forney, F. García-Oliva y V. Souza. 2005. Microbial macroecology: Highly structured prokaryotic soil assemblages in a tropical deciduous forest. *Global Ecology and Biogeography* **14**: 241-248.

Ochoa-Ochoa, L.M., y O. Flores-Villela. 2006. *Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana*. unam-Conabio, México.

Olson, D., E. Dinerstein, P. Canevari, I. Davidson, G. Castro, V. Morisset, R. Abell y E. Toledo (eds.). 1995. *Freshwater biodiversity of Latin America and the Caribbean. A conservation assessment*. Biodiversity Support Program, Washington, D.C.

Orme, C.D.L., R.G. Davies, M. Burgess, F. Eigenbrod, N. Pickup *et al.* 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* **436**: 1016-1019.

Pennington, T.D., y J. Sarukhán. 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. 3ª ed. unam-Fondo de Cultura Económica, México.

Pérez-García, E.A., J. Meave y C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Botánica Mexicana* **56**: 19-88.

Pérez-García, E.A., y J.A. Meave. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region. *Plant Ecology* **175**: 147-163.

Pérez-García, E.A., J.A. Meave y J.A. Gallardo-Cruz. 2005. Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 123-142.

Pérez-García, E.A., y J.A. Meave. 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *Journal of Biogeography* **33**: 438-447.

Peterson, A.T., y D.M. Watson. 1998. Problems with areal definitions of endemism: The effects of spatial scaling. *Diversity and Distributions* **4**: 189-194.

Peterson, A.T., V. Sánchez-Cordero, E. Martínez-Meyer y A.G. Navarro-Sigüenza. 2006. Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with land-cover information. *Ecological Modelling* **195**: 229-236.

Pielou, E.C. 1979. *Biogeography*. John Wiley, Nueva York.

Pimm, S.L., y J.H. Brown. 2004. Domains of diversity. *Science* **304**: 831-833.

Pineda, E., G. Halffter, C.E. Moreno y F. Escobar. 2005. Transformación del bosque de niebla en agroecosistemas cafetaleros; cambios en las diversidades alfa y beta de tres grupos faunísticos, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.) *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 177-190.

Prendergast, J.R., R.M. Quinn, J.H. Lawton, B.C. Eversham y D.W. Gibbons. 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature* **365**: 335-337.

Rahbeck, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* **8**: 224-239.

Ramamoorthy, T.R., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). 1993. *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York.

Ramírez-Pulido, J., y A. Castro-Campillo. 1993. Diversidad mastozoológica de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* (volumen especial) **XLIV**: 413-427.

Rangel, T.F.L.V.B., J.A.F. Diniz-Filho y L.M. Bini. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* **15**: 321-327.

Rapoport, E. 1975. *Aerografía: estrategia geográfica de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México.

Revenga, C., J. Brunner, N. Henninger, K. Kassem y R. Payne. 2000. *Pilot analysis of global ecosystems: Freshwater systems*. World Resources Institute, Washington, D.C.

Ricketts, T.H. 2001. Aligning conservation goals: Are patterns of species richness and endemism concordant at regional scales? *Animal Biodiversity and Conservation* **24**: 91-99.

Roberts, C.M., C.J. McClean, J.E.N. Veron, J.P. Hawkins, G.R. Allen *et al.* 2002. Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* **295**: 1280-1284.

Rodríguez, P. 1999. *Patrones geográficos de la diversidad alfa y beta en los mamíferos de México*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Rodríguez, P. 2006. *Escalas, diversidad beta y áreas de distribución de los mamíferos de América del Norte*. Tesis de doctorado, UNAM, México.

Rodríguez, P., J. Soberón y H.T. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana* **89**: 241-259.

Rodríguez, P., H.T. Arita, O. Flores-Villela, A. Lira-Noriega, M. Munguía *et al.* 2005. Scale and patterns of vertebrate diversity in Mexico: An integrative approach, en Primer Congreso Diversitas, Oaxaca. Disponible en <*http://www.diversitas-international.org/docs/diversitas/Abstract-Posters_24nov05.pdf*>.

Rodríguez, V. 2007. *El papel del Istmo de Tehuantepec en los patrones biogeográficos de la avifauna mesoamericana*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Rodríguez-Yáñez, C., R. Villalón C. y A.G. Navarro S. 1994. Bibliografía de las aves de México (1825-1992). *Pub. Esp. Mus. Zool. Fac. Cien., UNAM* **8**: 1-153.

Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.

Routledge, R.D. 1977. On Whittaker's components of diversity. *Ecology Letters* **58**: 1120-1127.

Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica mexicana. *Acta Botánica Mexicana* **14**: 3-21.

Sarukhán, J., J. Soberón y J. Larson. 1996. Biological conservation in a high beta-diversity country, en F. di Castri y T. Younes (eds.) *Biodiversity, science and development: Toward a new partnership*. CAB International-IUBS, París, pp. 246-263.

Scachetti-Pereira, R. Desktop Garp Versión1.1.3 software on line. The University of Kansas, en <*http://www.lifemapper.org/desktopgarp/*> (consultada en mayo de 2008).

Schmida, A., y M.V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* **12**: 1-20.

Semarnat. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestre-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 6 de marzo de 2002, México.

Simberlof, D. 1983. Biogeography: The unification and maturation of a science, en A.H. Brush y G.H. Clark (eds.), *Perspectives in ornithology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 411-473.

Simpson, G.G. 1964. Species density of North America recent mammals. *Systematic Zoology* **13**: 57-73.

Soberón, J., y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* **7**: 480-488.

Soberón, J., y A.T. Peterson. 2004. Biodiversity informatics: Managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **35**: 689-698.

Soberón, J., J. Llorente y A.M. Luis. 2005. Estimación del componente beta del número de especies de Papilionidae y Pieridae (Insecta: Lepidoptera) de México por métodos indirectos, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 231-237.

Soberón, J., R. Jiménez, J. Golubov y P. Koleff. 2007. Assessing completeness of biodiversity databases at different spatial scales. *Ecography* **30**: 152-160.

Stockwell, D.R.B., e I.R. Noble. 1991. Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computer in Simulation* **32**: 249-254.

Stockwell, D.R.B., y D. Peters. 1999. The GARP Modeling System: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* **13**: 143-158.

Stoms, D.M. 1994. Scale dependence of species richness maps. *Professional Geographer* **46**: 346-358.

Stoutjesdijk, P.H., y J.J. Barkman. 1992. *Microclimate: Vegetation and fauna*. Opulus Press, Uppsala.

Tambutti, M. 2002. *Diversidad del género* Agave *en México: una síntesis para su conservación*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Téllez, O. 2004. *Coberturas climáticas para México*. UBIPRO-Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, México.

Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 111-122.

Urbina-Cardona, J.N., y V.H. Reynoso. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en Los Tuxtlas, Veracruz, México, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 191-207.

Villaseñor, J.L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* **28**: 160-167.

Villaseñor, J.L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín Sociedad Botánica de México* **75**: 105-135.

Villaseñor, J.L., G. Ibarra-Manríquez, J.A. Meave y E. Ortiz. 2005. Higher taxa as surrogates of plant biodiversity in a megadiverse country. *Conservation Biology* **19**: 232-238.

Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* **30**: 279-338.

Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**: 213-251.

Whittaker, R.J., K.J. Willis y R. Field. 2001. Scale and richness: Towards a general hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* **28**: 453-470.

Williams-Linera, G., A.M. López-Gómez y M.A. Muñiz-Castro. 2005. Complementariedad y patrones de anidamiento de especies de árboles en el paisaje de bosque de niebla del centro de Veracruz (México), en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 153-164.

Williams, P.H. 1996. Mapping variations in the strength and breath of biogeogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society London B* **263**: 579-588.

Williams, P.H., D. Gibbons, C. Margules, A. Rebelo, C. Humphries *et al.* 1996. A comparison of richness hotspots, rarity hotspots and complementary areas for conserving diversity using British birds. *Conservation Biology* **10**: 155-174.

Willing, M.R., y M.R. Gannon. 1997. Gradients on species density and turnover in marsupials: An hemispheric perspective. *Journal of Mammalogy* **78**: 756-765.

Wilson, D.E., y D.M. Reeder. 1993. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 2ª ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Wilson, D.E., y S. Ruff. 1999. *The Smithsonian book of North American mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Wilson, M.V., y A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* **72**: 1055-1064.

WorldClim. En <*http://biogeo.berkeley.edu/worldclim/worldclim.htm*> (consultada en junio de 2006).

World Resources eAtlas. Watersheds of the World, global maps 02: Freshwater fish species richness by basin (from 2003 World Resources Institute), y 03: Freshwater endemic fish species by basin, en <*http://multimedia.wri.org/watersheds_2003/gm2.html*> y <*http://multimedia.wri.org/watersheds_2003/gm3.html*> IUCN, IWMI, Ramsar, WRI (consultadas en junio de 2007).

13 Grupos funcionales

AUTOR RESPONSABLE: Miguel Martínez Ramos
AUTORES DE RECUADROS: 13.1, Roberto Garibay Orijel • 13.2, Ireri Suazo Ortuño • 13.3, Patricia Balvanera Levy
REVISORES: David Ackerly • Miguel Franco Baqueiro • Carlos Martorell

Contenido

Recuadros

Martínez Ramos, M. 2008. Grupos funcionales, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 365-412.

Resumen

Las múltiples especies que habitan el país difieren en atributos fisiológicos, morfológicos, conductuales y de historia de vida, y con ello afectan de manera diferencial la estructura, dinámica o funcionamiento de las comunidades bióticas y de los ecosistemas. Además, las especies difieren en sus respuestas a cambios ambientales, como los disturbios (desastres) naturales o de origen humano. Las especies que son similares en sus atributos, en sus respuestas a disturbios, o que desempeñan un papel ecológico semejante conforman un grupo funcional. Existen grandes grupos funcionales que difieren en sus requerimientos alimenticios básicos (autótrofos y heterótrofos) y que han desempeñado un papel crucial en la evolución de las propiedades físico-químicas de la atmósfera, de la hidrosfera y de los suelos. Los autótrofos se separan en aquellos que usan fuentes químicas de los que utilizan la energía solar en la elaboración de alimentos, empleando carbono, agua y nutrientes minerales. Los heterótrofos se separan en consumidores primarios, consumidores secundarios y degradadores (saprótrofos). Cada uno de estos grupos afecta de manera diferente la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas; así, mientras los consumidores primarios transfieren energía y materiales desde los autótrofos hacia otros eslabones de la cadena trófica, los degradadores reintegran al sistema materiales que son básicos para los autótrofos y los heterótrofos. A su vez, estos grandes grupos tróficos se pueden segregar en muchos otros considerando atributos funcionales más específicos. La provisión de servicios aportados por los ecosistemas y que son básicos para el desarrollo de las sociedades humanas dependen de la actividad de todos estos grupos funcionales.

El presente capítulo lleva a cabo una revisión del conocimiento que se tiene sobre el tema de grupos funcionales en el contexto de la diversidad biológica y los ecosistemas presentes en México. Se abordan cuatro aspectos principales: *1*] la caracterización conceptual, la evolución y la historia natural de grupos funcionales generales (diferenciados mediante atributos tróficos básicos) y particulares (diferenciados por atributos funcionales de índole morfológico, fisiológico, conductual o de historia de vida de los organismos); *2*] la exposición del conocimiento que se tiene sobre algunos de estos grupos en cuatro ecosistemas terrestres importantes de México; *3*] la exposición de nuevos enfoques de estudio sobre la relación entre la diversidad de especies y la diversidad funcional, cuyo análisis en México puede ser importante, y *4*] las conclusiones y perspectivas, enfatizando sobre todo la urgente necesidad de cubrir las lagunas de conocimiento en el país. El proceso actual de degradación de los ecosistemas, provocado por las actividades humanas, ha llevado a la desaparición de grupos funcionales fundamentales y con ello han emergido serios problemas ambientales con enormes repercusiones sociales y económicas. El estudio y entendimiento del valor que tiene la biodiversidad expresada en los grupos funcionales son obligados en la toma de decisiones y en las estrategias de desarrollo sustentable de las sociedades humanas en nuestro país y en el mundo.

13.1 Introducción

La vida es un fenómeno que ocurre gracias a la propiedad que poseen los organismos de obtener, procesar e intercambiar energía y materiales con su entorno ambiental. Este intercambio permite a los organismos desarrollar tres funciones vitales básicas: *1*] el mantenimiento de estructuras y tejidos; *2*] la formación de nuevas estructuras, y *3*] las actividades de reproducción que conllevan al nacimiento de nuevos organismos. Con estas funciones los seres vivos afectan de manera crucial las propiedades físico-químicas de la atmósfera, de la hidrosfera y de los suelos, determinando la estructura y dinámica de las comunidades bióticas y los flujos de materiales y energía en los ecosistemas. Como se verá en este capítulo, estos efectos condicionan de manera fundamental el desarrollo de las sociedades humanas.

Más allá de la vida como propiedad común, las millones de especies de bacterias, protozoos, hongos, líquenes, algas, musgos, plantas vasculares y animales difieren en algún grado en cómo obtienen y usan energía y recursos durante el desarrollo de sus funciones vitales y por ende en el papel que tienen en los ecosistemas. Sin embargo, dentro de esta variación, existen especies que son funcionalmente más semejantes que otras, sin importar su linaje evolutivo y su distribución biogeográfica (Reich *et al.* 1997; Duckworth *et al.* 2000). Estas especies similares constituyen lo que se denomina un *grupo funcional*, es decir, un conjunto de especies que poseen atributos (morfológicos, fisiológicos, conductuales o de historia de vida) que son semejantes y que desempeñan papeles ecológicos equivalentes (Chapin III *et al.* 2002). Los grupos funcionales pueden incluir especies cercanamente emparentadas que poseen atributos comunes por descendencia, por

especies de diferentes linajes con atributos funcionales convergentes o por una mezcla de estos dos tipos de especies. Los grupos funcionales pueden identificarse por sus *efectos* sobre las propiedades de las comunidades bióticas y de los ecosistemas así como por sus *respuestas* a cambios en el ambiente, provocados, por ejemplo, por disturbios (desastres) naturales o de origen humano (Smith *et al.* 1997; Duckworth *et al.* 2000; Hooper *et al.* 2002; Lavorel y Garnier 2002). El concepto de grupo funcional puede incluir el de *gremio ecológico*, considerando que este último, en su sentido más amplio (*sensu* Root 1967), hace énfasis en la agrupación de especies que explotan de manera semejante un mismo recurso del ambiente.

El estudio de grupos funcionales vincula el análisis de la biodiversidad con el análisis de comunidades bióticas y ecosistemas. Explora la forma en que diferentes grupos de organismos afectan la estructura y dinámica de las comunidades bióticas y la importancia que tienen estos grupos para diferentes funciones de los ecosistemas (definidas como las actividades, procesos o propiedades del ecosistema que son influidos por la actividad de los seres vivos (Loreau *et al.* 2002). El conocimiento de los grupos funcionales es crítico para las sociedades humanas ya que, por ejemplo, servicios de los ecosistemas como la provisión de agua dulce, la fertilidad de suelos agrícolas (por ejemplo, Mikola *et al.* 2002), la regulación del clima (Chapin III *et al.* 2002), el control de plagas y enfermedades, la producción de alimentos, la prevención de desastres naturales (como tormentas y deslaves) y la regeneración de la vegetación (Voigt y Perner 2004), entre muchos otros, dependen de manera crítica de la actividad de diferentes grupos funcionales (Townsend 2007) y de la biodiversidad contenida en ellos (Balvanera *et al.* 2006).

En este capítulo se lleva a cabo una revisión del tema de grupos funcionales y su relación con la diversidad biológica, con la estructura y dinámica de las comunidades bióticas y con la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. Se hace énfasis en el conocimiento científico que se tiene sobre estos temas considerando particularmente la biodiversidad y los ecosistemas presentes en México. Tomando en cuenta que el concepto de grupo funcional puede ser laxo y que no existe una clasificación funcional de las especies que sea universal (Gitay y Noble 1997), el capítulo comienza con un marco conceptual que distingue cuatro grandes grupos (que podemos llamar *primarios*) identificados con base en atributos tróficos fundamentales y excluyentes, tratando de minimizar esta laxitud. Tal clasificación trófica es semejante a la propuesta por Naeem (2000). Dentro de estos grupos primarios hay otros que se segregan dependiendo de atributos fisiológicos, morfológicos, conductuales o de la historia de vida de los organismos que son más específicos. A medida que el nivel de diferenciación se hace más fino, la agrupación es más laxa. En este nivel no existe una clasificación funcional a priori, inequívoca, de los organismos y es común que la clasificación dependa de los propósitos de cada estudio (Petchey y Gaston 2006). Como veremos, dentro de estos grupos laxos existe una gran variación funcional entre las especies y entender el significado ecológico, evolutivo y utilitario de tal variación, más que el de los grupos mismos, constituye el objeto más importante de estudio (Duckworth *et al.* 2000; Westoby *et al.* 2002; Wright *et al.* 2004). En esta primera parte del capítulo se hace el esfuerzo de presentar los grupos funcionales en un contexto evolutivo con el afán de subrayar la magnitud de tiempo y la gran complejidad de los procesos que estuvieron involucrados en el origen de la diversidad funcional de los seres vivos que actualmente pueblan nuestro país y el planeta.

Posteriormente, se lleva a cabo una revisión de algunos grupos funcionales importantes en cuatro de los ecosistemas terrestres del país sobre los cuales se tiene mayor conocimiento ecológico. Enseguida, usando como ejemplo algunos grupos funcionales relevantes, se discuten aspectos de la relación entre la diversidad de especies y las funciones (y servicios) de los ecosistemas, puntualizando nuevos enfoques de estudio. Por último, se exploran las consecuencias ecológicas de la desaparición o deterioro de los grupos funcionales debido a disturbios humanos y se proveen perspectivas prioritarias de investigación y lineamientos generales de conservación de grupos funcionales críticos para nuestro país.

El tema de grupos funcionales como área de conocimiento, en el contexto de la biodiversidad presente en México, se encuentra en una fase inicial. Una muestra de ello es que el número de artículos científicos, hasta finales del año 2007 en la base de datos del Institute for Scientific Information (ISI, Thomson) sobre el tema de grupos funcionales en México, no es mayor de 20. La mayoría de estos trabajos se publicaron durante el presente siglo, 40% de ellos en los últimos tres años. Sin embargo, existe una abundante literatura que no hace referencia propiamente al tema pero que es de gran relevancia para el mismo. Las secciones siguientes se desarrollaron con base en esta literatura, que es abundante y diversa, tratando de dar una visión general de los avances del conocimiento que se tiene sobre grupos funcionales y biodiversidad en México.

13.2 Grandes grupos funcionales

Un primer nivel de diferenciación funcional ocurre entre dos grandes grupos de organismos que contrastan por la forma en que obtienen su alimento. Por un lado, existen aquellos que procesan sus alimentos a partir de la energía presente en la radiación solar o en algunas fuentes químicas y de los elementos minerales y gases encontrados en el suelo, en los cuerpos de agua o en la atmósfera. Por otro lado, existen organismos que adquieren su alimento consumiendo otros seres vivos o sus tejidos muertos (Fig. 13.1).

El primer grupo lo constituyen los denominados *autótrofos*, palabra derivada del griego que significa "con alimentación propia". Este incluye los microorganismos quimiosintéticos que obtienen su energía a partir de reacciones químicas tales como la reducción del azufre (S) a ácido sulfhídrico (H_2S, por ejemplo, bacterias del género *Salmonella*), de la oxidación del amonio (NH_4+) a nitratos (NO_3-, bacterias del género *Nitrosolobus*) o de la oxidación de nitritos (NO_2-) a nitratos (bacterias del género *Nitrobacter*, Chapin III *et al.* 2002). En el grupo de autótrofos también se encuentran los organismos que usan energía solar en la elaboración de compuestos de carbono mediante el proceso de fotosíntesis. Los organismos fotosintéticos, a su vez, se pueden subdividir en tres grupos, dependiendo de las variantes fotosintéticas: aquellos que en el proceso de la fotosíntesis forman moléculas con tres átomos de carbono (organismos C3), los que forman moléculas orgánicas con cuatro átomos de carbono capturando este gas durante el día (organismos C4) y los que forman moléculas de cuatro carbonos cap-

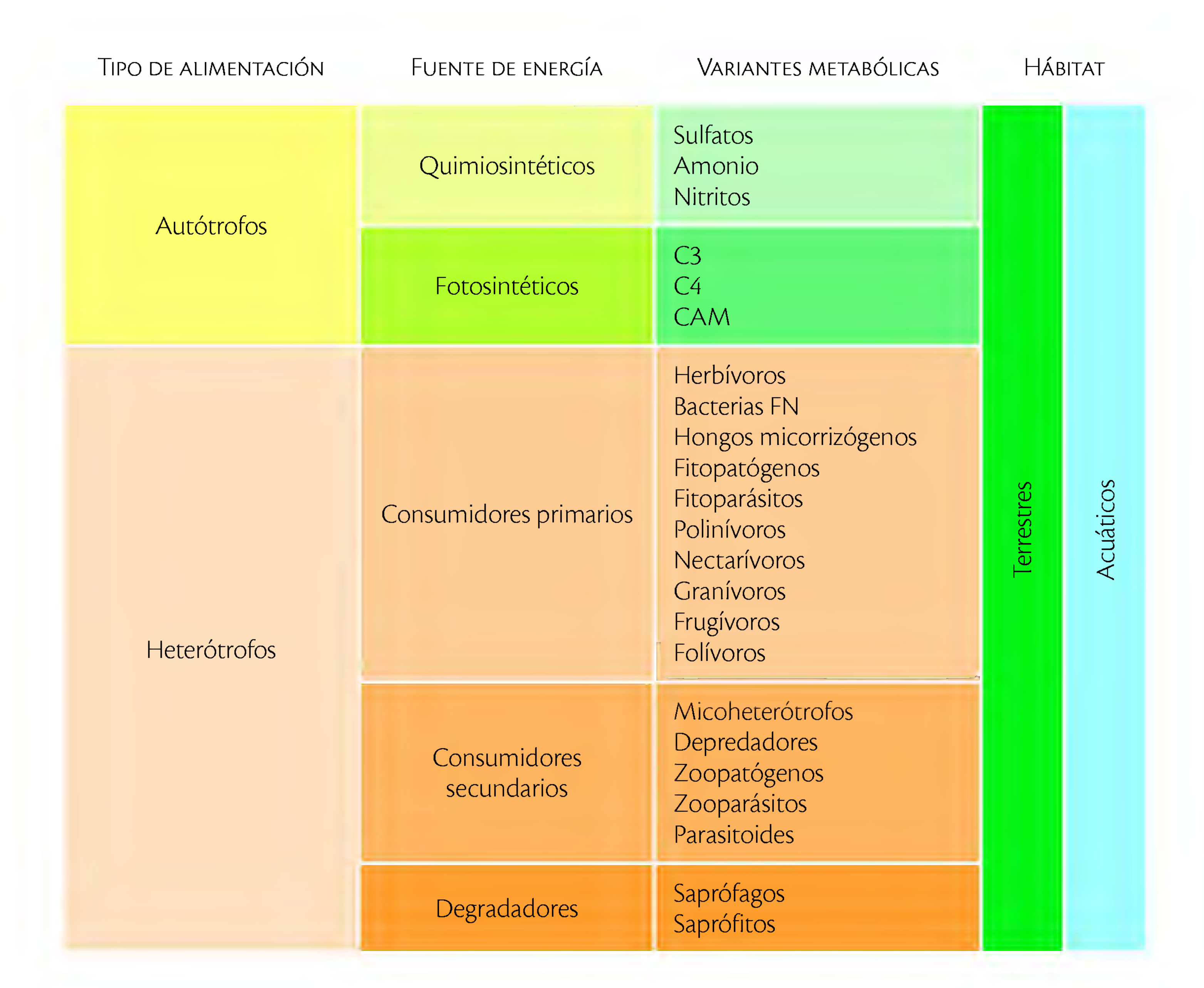


Figura 13.1 Categorización de grupos funcionales considerando atributos generales de índole trófico y de hábitat de los organismos, incluyendo tipo de alimentación, fuente de energía empleada en la elaboración de alimentos, variantes metabólicas o del sustrato de alimentación y tipo de hábitat ocupado. En esta secuencia se parte de grupos amplios que contienen a otros cada vez más específicos. Por ejemplo, todos los grupos indicados en la tercera columna pueden separarse dependiendo del hábitat (terrestre o acuático) que ocupan. Cada grupo en un hábitat dado puede subdividirse en otros más finos considerando atributos fisiológicos, morfológicos, conductuales o de historia de vida, que son específicos para el efecto que tienen los organismos sobre la estructura o dinámica de una comunidad biótica/ecosistema o para la respuesta a cambios bruscos del ambiente (véanse detalles en el texto).

tando el carbono durante la noche (organismos CAM, metabolismo de las plantas crasuláceas). En términos comparativos, los organismos C4 y CAM tienen mayor capacidad que los organismos C3 para desarrollarse en ambientes con elevada disponibilidad de luz, temperaturas elevadas y baja disponibilidad de agua (Lambers *et al.* 1998).

Los organismos fotosintéticos se encuentran actualmente representados por centenas de miles de especies. En México, se estima que existen alrededor de 30 000 de estas especies, incluyendo, por ejemplo, las cianofitas, las diatomeas y los dinoflagelados del fitoplancton marino, las algas espirulinas del lago salino de Texcoco, las plantas acuáticas del género *Elodea* (Hydrocharitaceae) de las lagunas de Zempoala (Estado de México), las gramíneas o poáceas de pastizales y sabanas (que son del grupo de plantas C4), los cactos de las zonas áridas (que son del grupo de plantas CAM), las grandes coníferas de las áreas montañosas, los mangles de las costas así como las caobas y los cedros de las selvas húmedas del sureste del país. Autótrofos originarios de México como el maíz, la calabaza, el tomate, la papaya y el aguacate, entre muchos otros, tienen un papel fundamental para la sociedad y la economía de nuestro país y de todo el planeta.

Los organismos que obtienen su alimento de otros seres vivos (*heterótrofos*) se encuentran representados en el mundo por millones de especies de microbios, plantas parásitas y animales invertebrados y vertebrados, desde virus que causan enfermedades como la viruela y el sarampión, los hongos que nos sirven de alimento (por ejemplo, el huitlacoche, *Ustilago maydis*) y aquellos que causan enfermedades (por ejemplo, tiñas), las plantas parásitas (la cuscuta, *Cuscuta americana*, y el muérdago tropical, *Psittacanthus schiedeanus*), las plantas micoheterótrofas (Bidartondo 2005) que carecen de clorofila y se nutren de hongos micorrizógenos (por ejemplo, especies de *Monotropa*, llamadas pipas de indio), las mariposas, abejas, peces y escarabajos hasta tortugas marinas (por ejemplo, la tortuga verde *Chelonia midas*) y los grandes mamíferos que habitan el territorio mexicano como la ballena azul (*Balaenoptera musculus*), el coyote (*Canis latrans*), el oso negro (*Ursus americanus*), el jaguar (*Phanthera onca*) y nosotros mismos. Entre los heterótrofos se encuentran los animales domésticos que nos proveen de alimento así como los organismos patógenos y parásitos que causan enormes efectos negativos de índole social y económica al disminuir la salud de los seres humanos y la producción agrícola, forestal, pecuaria y piscícola.

Como veremos en detalle, cada uno de estos dos grandes grupos funcionales puede subdividirse en otros más específicos (Fig. 13.1), considerando las fuentes y hábitos de alimentación de los organismos así como los hábitats en que se encuentran y sus propiedades fisiológicas, conductuales, ecológicas y de historia de vida.

13.2.1 Autótrofos

Los autótrofos han desempeñado un papel crucial en el desarrollo de las propiedades ambientales actuales de la Tierra. Se tiene la hipótesis, aunque controvertida, de que hace 4 400 a 3 500 millones de años el planeta sostenía una atmósfera reductora con abundantes moléculas que contienen hidrógeno. Esta es definida como la segunda atmósfera histórica del planeta. La primera estaba conformada primordialmente por átomos de hidrógeno y helio. La segunda atmósfera contenía bióxido de carbono (CO_2), metano (CH_4), amoniaco (NH_3), hidrógeno (H_2), vapor de agua y otros gases. Esta composición química determinó temperaturas que mantuvieron la superficie del mundo sin congelarse (Kesler y Ohmoto 2006). Los primeros seres vivos evolucionaron después de transcurridos mil millones de años a partir del origen de la Tierra. Hay controversia sobre la naturaleza metabólica que tenían estos organismos. Por un lado, una hipótesis propone que eran quimioautótrofos que obtenían su energía a partir de sustancias químicas inorgánicas y que tenían la capacidad de procesar sus propias moléculas vitales. Por otro, una segunda hipótesis propone que eran total o parcialmente quimioheterótrofos, los cuales consumían moléculas orgánicas que eran sintetizadas en el medio externo por actividad físico-química (Campbell *et al.* 1999; Peretó 2005). Muy probablemente, los primeros seres fueron semejantes a las actuales arqueobacterias, que usaban en la elaboración de sus alimentos el CO_2 como recurso y el hidrógeno y el sulfuro (Philippot *et al.* 2007) como fuentes de energía y habitaban ambientes anaeróbicos (carentes de oxígeno) de temperatura elevada (Kesler y Ohmoto 2006).

Actualmente, los descendientes de estos microorganismos tienen un papel fundamental para las sociedades humanas. Por un lado, el metabolismo de las arqueobacterias quimioautótrofas produce gas metano, uno de los combustibles más importantes en las actividades domésticas, del transporte y de la industria. Asimismo, las arqueobacterias fueron fundamentales en el proceso biótico de producción de los depósitos de petróleo que son la base de la economía contemporánea (Flannery 2005; Ollivier y Margot 2005). Por otro lado, algunas especies

de arqueobacterias viven en los intestinos de insectos (por ejemplo, termitas) y de mamíferos rumiantes, incluyendo reses, cabras y borregos, y desempeñan una función fundamental en la digestión de celulosa. Consecuentemente, estos microorganismos ancestrales tienen un papel vital en la industria de la producción de carne y lácteos, que es parte importante del sustento alimenticio y la economía en México y la mayoría de los países.

Un gran salto en la evolución de estas formas primitivas ocurrió hace 2 000 a 2 500 millones de años con el surgimiento de microorganismos con pigmentos fotosensibles y con la función de fotosíntesis. Esta usa la energía solar en la elaboración de carbohidratos a partir de bióxido de carbono y agua, liberando oxígeno como producto de desecho metabólico (Schlesinger 1997). Los primeros seres fotosintéticos fueron las cianobacterias (comúnmente conocidas como algas verde azules, aunque no sean algas) y otros procariontes (microbios con una sola célula simple carente de un núcleo verdadero y otros organelos, semejantes a las bacterias actuales). Desde entonces, varias especies de cianobacterias desarrollan en ciertos ambientes acuáticos grandes colonias, en tapices o láminas calcáreas que se acumulan formando domos conocidos como estromatolitos. Actualmente existen representantes modernos de estas cianobacterias primitivas en varias partes de la Tierra. En México, en la región de Cuatrociénegas, existe una localidad excepcional del país que conserva estromatolitos formados por cianobacterias de linaje antiguo (Souza *et al.* 2006). En ecosistemas hipersalinos, como los de Guerrero Negro, Baja California, las cianobacterias son microorganismos que tienen la capacidad de degradar contaminantes agroquímicos (Grötzschel *et al.* 2004).

La proliferación histórica de organismos fotosintéticos y la formación de carbonatos en los océanos tuvo efectos profundos sobre la composición química y las propiedades físicas de la atmósfera y los océanos, disminuyendo notablemente el carbono y aumentando el oxígeno como uno de sus gases principales (Schlesinger 1997). La reacción del oxígeno atmosférico con el amonio (más la fotólisis de este compuesto) liberó a lo largo del tiempo grandes cantidades de nitrógeno, con lo que se desarrolló, hace más de 500 millones de años, la tercera atmósfera de la Tierra. En su composición química actual, la atmósfera posee 78% de nitrógeno, 20.8% de oxígeno, 0.034% de bióxido de carbono, $>$ 1% de vapor de agua, más otros gases raros. Otro efecto de la producción de oxígeno fue la formación de una capa de ozono (oxígeno triatómico) en las partes superiores de la atmósfera. Esta capa ha actuado desde entonces como un filtro eficiente de la energía ultravioleta proveniente del Sol y que incide sobre la superficie del planeta. La ausencia de este filtro impedía el desarrollo de la vida en superficies expuestas directamente a la radiación solar. Con la formación de la capa de ozono se abrió la posibilidad de un nuevo salto evolutivo: la colonización y diversificación de la vida en los ambientes terrestres. Actualmente, la capa de ozono es fundamental para la salud de los seres humanos, ya que sin ella proliferarían daños carcinogénicos sobre nuestra piel.

Durante millones de años, gran parte del carbono presente en la segunda atmósfera fue capturado por organismos fotosintéticos sencillos, semejantes a las actuales algas (dinoflagelados y diatomeas) que conforman el fitoplancton marino. Con el tiempo, grandes cantidades de biomasa de estos autótrofos quedaron sepultadas en los fondos oceánicos, sujetas a un proceso de transformación biológica y química que dio origen a los depósitos actuales de petróleo (Dukes 2003; Ollivier y Margot 2005), tan importantes para la economía de México y del mundo. Este proceso fue muy lento (ocurrió a lo largo de millones de años) e implicó enormes cantidades de biomasa. Por ejemplo, Dukes (2003) calculó que se requieren 100 toneladas de biomasa fósil para producir un solo galón (3.8 litros) de gasolina y que la cantidad de combustibles fósiles que la humanidad consumió en un solo año (1997) involucró 44 000 millones de toneladas de carbono capturado por los antiguos autótrofos durante 420 años de energía solar. En tiempos actuales, esta cantidad de carbono es 400 veces mayor a la producción primaria neta anual (cantidad de carbono capturada por organismos fotosintéticos por año) de la biota de todo el planeta. Para reemplazar la energía obtenida de los combustibles fósiles por energía generada a partir de biomasa actual (biocombustibles), Dukes (2003) estima que se requeriría emplear 22% de la productividad primaria neta del planeta, lo que aumenta la apropiación humana de este recurso en 50% sobre el nivel actual utilizado.

Hoy día, los autótrofos fotosintéticos incluyen un diverso grupo de organismos verdes: algas de ecosistemas acuáticos de agua salada y dulce, plantas no vasculares (hepáticas, antocerotes y musgos), plantas vasculares sin semillas (selaginelas, equisetos, licopodios y helechos) y plantas vasculares que forman semillas (fanerógamas, incluyendo gimnospermas y angiospermas). Al considerar las algas de ambientes marinos y dulceacuícolas, se estima para México alrededor de 2 700 especies, incluyendo 1 006 especies marinas en el Pacífico y 553 en el Atlántico, así como 1 102 especies de ecosistemas de

agua dulce (Pedroche *et al.* 1993). Estas especies son en gran medida las responsables de la producción primaria de los ecosistemas marinos, esteros, manglares, ríos y lagos, y son el soporte alimenticio de una diversidad grande de animales invertebrados y vertebrados, incluyendo los animales acuáticos que consumimos.

Las plantas no vasculares afectan de manera muy importante el funcionamiento de los ecosistemas, capturando carbono y generando materia orgánica en el suelo, principalmente en ambientes terrestres húmedos. Se ha estimado que en México se encuentran 1 200 especies de musgos y cerca de 800 de hepáticas y antocerotes (Delgadillo 1998). Además, entre las plantas vasculares sin semillas se han registrado entre 1 000 y 1 100 especies de helechos (200 endémicas de nuestro país), siendo las regiones cálido-húmedas de Oaxaca (690 especies) y de Chiapas (609) las de mayor diversidad de especies (Lira y Riba 1993; Riba 1998). Muchas especies de líquenes, musgos y helechos forman grupos de autótrofos que inician la regeneración vegetal en sitios con disturbios severos que eliminan todo germoplasma; al colonizar estos sitios, estos organismos facilitan la formación de suelo y la entrada de otras formas de crecimiento vegetal en la llamada sucesión ecológica (proceso de sustitución temporal de especies que ocurre en un ecosistema y que comienza con un disturbio). Por ejemplo, sobre los derrames de lava producidos hace 2 000 años por la actividad del volcán Xitle y de otros volcanes menores en el área del Ajusco, se desarrolló una rica comunidad de musgos y helechos que han tenido un papel importante en el proceso de sucesión que ha dado lugar a la fase vegetal xerófita dominante en este paisaje (Castillo-Argüero *et al.* 2004).

Las gimnospermas incluyen las plantas superiores sin flores con el linaje evolutivo más antiguo (primeros registros fósiles de hace más de 300 millones de años, en el periodo Carbonífero). En México, este grupo comprende plantas básicamente arbóreas de cicadáceas y coníferas. Mientras que las coníferas se encuentran primordialmente en zonas templadas y frías, formando bosques a lo largo de las cadenas montañosas y en lugares muy particulares de tierras tropicales bajas (por ejemplo, bosques de *Pinus caribaea* en ciertas áreas de Chiapas y Oaxaca), las cicadáceas (principalmente de los géneros *Dioon*, *Zamia* y *Ceratozamia*) se encuentran en regiones tropicales y subtropicales de tierras bajas y de montaña. La riqueza de especies de pinos en el país es excepcional (57 especies, y 72 incluyendo variedades y formas; Perry 1991), es decir, 45.5% del total de las del género *Pinus* conocidas en el mundo (Styles 1998).

El grupo más diverso en especies y formas de crecimiento de plantas es el de las angiospermas (plantas con flor), cuyos primeros registros fósiles se encuentran en el periodo Cretácico, de hace 135 a 65 millones de años. Este grupo de plantas se despliega en todos los ambientes de México con formas herbáceas, arbustivas, arbóreas y trepadoras (enredaderas y lianas). Habitan ecosistemas terrestres y acuáticos, tanto de zonas áridas, templadas y alpinas como de regiones tropicales de tierras bajas y de montaña. En los ambientes acuáticos de México se encuentran en ecosistemas de lagunas costeras (cinco especies de mangle y otras formas de arbóreas), de ríos, de lagos de agua dulce (116 especies) y de sistemas marinos (nueve especies, que corresponden a 17.3% de la flora marina registrada en el mundo (Lot *et al.* 1998). De acuerdo con Rzedowski (1998), México posee aproximadamente 22 800 especies de plantas vasculares (algunos autores estiman 22 411 considerando solo especies nativas; Magaña y Villaseñor 2002), de las cuales 92% son fanerógamas (gimnospermas más angiospermas). En particular, las familias Asteraceae (~3 000 especies), Leguminosae[1] (~2 000 especies), Poaceae (~1 200 especies), Orchidaceae (~1 200 especies), Cactaceae (~700 especies) y Rubiaceae (~580 especies) son notables por su riqueza de especies en México, contribuyendo con alrededor de 25% de las especies de plantas vasculares del país (véase el capítulo 11).

La familia Asteraceae (girasoles, margaritas y cempasúchil) son plantas fundamentalmente herbáceas que dominan áreas abiertas pero también el sotobosque de comunidades boscosas de regiones templadas. Las Poaceae (familia de los pastos y los bambúes), con su sistema fotosintético tipo C4, dominan comunidades vegetales de baja estatura como pastizales áridos, sabanas tropicales y praderas alpinas. Muchas especies de compuestas o asteraceae y gramíneas o poáceas poseen atributos ecológicos como un ciclo de vida corto, una producción abundante de semillas que tienen gran capacidad de dispersión, amplia plasticidad fenotípica y una elevada resistencia a condiciones limitantes para el crecimiento vegetal. Tales atributos permiten a estas plantas ser colonizadoras importantes de sitios perturbados. Estos mismos atributos han determinado que muchas especies de estas dos familias (y de otras más) se conviertan en especies invasoras y malezas que causan serios problemas agrícolas (Espinosa y Sarukhán 1997). En México, el grupo de plantas malezas incluye 2 814 especies (22% de las cuales son exóticas y el resto nativas; Espinosa-García *et al.* 2004).

Las especies de Leguminosae presentan formas herbá-

ceas, arbustivas, arbóreas y trepadoras. Muchas de ellas constituyen un grupo funcional importante en diferentes ecosistemas áridos y tropicales de México, ya que al asociarse con bacterias fijadoras de nitrógeno afectan de manera positiva la provisión de este nutriente para el resto de la comunidad vegetal y animal, sobre todo en suelos de baja fertilidad (Nutman 1976). Las orquídeas (familia de la vainilla) constituyen un grupo diverso de especies primordialmente de hábito epifito (es decir, plantas que desarrollan toda su vida creciendo sobre otras plantas) en áreas boscosas, sobre todo de tierras bajas y de regiones montañosas tropicales húmedas. Estas plantas tienen flores de gran belleza y fragancia y el néctar que producen es el alimento de muchas especies de abejas silvestres con las que mantienen relaciones mutualistas estrechas.

Las cactáceas presentan el sistema fotosintético tipo CAM y almacenan cantidades importantes de agua en sus tejidos carnosos. Con tales atributos, estas plantas suculentas dominan los ecosistemas áridos y desérticos, proveyendo recursos alimenticios a una gran variedad de animales que consumen sus tallos, raíces, flores o frutos (véase adelante). Las plantas de la familia Rubiaceae, de la cual forma parte el café, se presentan fundamentalmente en los bosques tropicales húmedos y los mesófilos de montaña, donde proveen recursos alimenticios para insectos y aves que consumen el néctar de sus flores (véase adelante). Finalmente, un grupo con un papel central en la estructura y el funcionamiento de ecosistemas forestales de ambientes templados en México es el de los encinos, árboles del género *Quercus*. México es el país con mayor riqueza de especies nativas de este género, estimada en 161 especies (Valencia 2004). Estos árboles forman bosques monoespecíficos (llamados encinares) o en asociación con especies de pino (bosques templados mixtos).

13.2.2 Heterótrofos

Con el desarrollo de la tercera atmósfera hubo nuevas presiones de selección que promovieron la diversificación de los organismos heterótrofos. Estas especies usan oxígeno en la función de respiración, la cual permite liberar la energía y los nutrientes almacenados en los tejidos de otros seres vivos. Esta función produce como residuos metabólicos bióxido de carbono (CO_2) y agua. Así, mientras los organismos fotosintéticos consumen CO_2 y agua y liberan oxígeno, los heterótrofos absorben oxígeno y liberan CO_2 y agua, un intercambio que afecta profundamente la composición de gases y las propiedades físicas-químicas de la atmósfera, cuerpos de agua y suelos (Chapin III *et al.* 2002). La actual composición química de la atmósfera depende en gran medida de la actividad metabólica de autótrofos y heterótrofos, y en ausencia de estos grupos esta composición cambiaría radicalmente.

Hace más de 1 000 millones de años aparecieron los primeros seres heterótrofos eucariontes (organismos formados por células que presentan un núcleo verdadero que contiene al material hereditario y organelos como mitocondrias y cloroplastos), los arqueozoa (Campbell *et al.* 1999). Estos fueron organismos unicelulares semejantes a los actuales protozoos (como las amebas, los plasmodios y los paramecios contemporáneos). Entre los primeros registros fósiles de estos seres se encuentran formas semejantes a los actuales foraminíferos (protozoarios marinos, Pawlowski *et al.* 2003). Al consumir autótrofos, estos heterótrofos formaron parte de un grupo funcional, o eslabón, importante en la cadena trófica: los consumidores primarios. Los primeros registros fósiles de organismos heterótrofos multicelulares (metazoarios) aparecen en la llamada edad Proterozoica, con formas parecidas a las actuales esponjas marinas (hace 2 700 a 542 millones de años). Hacia el periodo del Cámbrico (hace *ca.* 540 millones de años), los registros fósiles de seres heterotróficos son ya muy abundantes, aunque los primeros registros fósiles de animales vertebrados aparecen hasta el periodo Siluriano (hace entre 440 y 410 millones de años).

La proliferación de consumidores primarios favoreció la evolución y diversificación de un tercer gran grupo funcional o eslabón trófico: los consumidores secundarios. Estos heterótrofos consumen organismos que se alimentan de autótrofos. Los cuerpos muertos o las partes muertas de los organismos también representaron una fuente de alimento que fue explotada por otro conjunto de especies que constituyeron el grupo de los saprótrofos.

Actualmente, entre los heterótrofos se encuentran millones de especies que incluyen microorganismos (virus, bacterias, hongos, protistas), plantas parásitas (como la cuscuta y el muérdago), plantas micoheterótrofas, animales invertebrados y vertebrados. México alberga una enorme diversidad de heterótrofos en la gran variedad de ecosistemas que cubren su territorio. Como se verá a continuación, los heterótrofos pueden diferenciarse en varios grupos funcionales particulares.

Consumidores primarios

Las especies heterótrofas que se alimentan de plantas incluyen las bacterias fijadoras de nitrógeno (por ejemplo, las del género *Rhizobium*), los hongos que forman micorrizas (red de filamentos, o hifas, íntimamente asociada a las raíces de muchas especies de plantas), los microorganismos fitopatógenos, las plantas parásitas y los animales herbívoros. A su vez, estos últimos pueden segregarse en otros grupos más específicos, dependiendo de las partes vegetales que consumen y del papel ecológico que desempeñan.

Las bacterias fijadoras de nitrógeno (BFN) y los hongos micorrizógenos se encuentran en muchos ecosistemas terrestres. Al intercambiar nutrientes básicos con las plantas (mediante relaciones de mutualismo), estos heterótrofos afectan la circulación de nutrientes y otros recursos en todo el ecosistema. Por ejemplo, no obstante que la atmósfera contiene 78% de nitrógeno (N_2), este es el elemento que generalmente llega a limitar el crecimiento de plantas y animales puesto que el N_2 no sirve para la mayoría de los organismos; las BFN transforman el N_2 en amonio (NH_{4^+}) y con el ello el nitrógeno se hace accesible para otros organismos. En 80% de las especies de angiospermas, en todas las especies de gimnospermas y en algunas de helechos se pueden encontrar hongos micorrizógenos cuyas hifas extienden el área de las raíces y hacen más eficiente la captura de nutrientes del suelo para las plantas (principalmente fosfatos y amonio en sitios con bajas tasas de nitrificación); se ha estimado que por cada centímetro de raíz las hifas extienden la longitud de absorción en 1 a 15 metros. Las plantas proveen alimento a los hongos, transfiriéndoles entre 4 y 20% de su producción de carbohidratos (Chapin III *et al.* 2002).

Existen dos grupos funcionales principales de hongos micorrizógenos, las llamadas endomicorrizas y las ectomicorrizas (Allen *et al.* 1995). Las primeras también reciben el nombre de micorrizas vesículo-arbusculares (MVA), las cuales se desarrollan dentro de las células de las raíces desde donde proyectan estructuras arbusculares, muy ramificadas, que permiten el intercambio de nutrimentos y carbohidratos entre los hongos y las plantas. Los hongos ectomicorrízicos (EM) se desarrollan externamente a las plantas, formando un manto de hifas especializadas que se ubican entre las paredes de las células de la corteza de la raíz (recuadro 13.1). Existen otros

Recuadro 13.1 Importancia funcional de los hongos ectomicorrizógenos

Roberto Garibay Orijel

Las micorrizas resultan de la asociación benéfica de hongos con las raíces de plantas (Fig. 1). Se desarrollan en 95% de las plantas vasculares y algunos musgos. Esta asociación simbiótica cumple un papel fundamental en las funciones de los ecosistemas. Los hongos desarrollan una extensa red de filamentos muy delgados (hifas) llamada micelio, que al ser similar a un sistema de raíces altamente efectivo, ayuda a la planta a adquirir nutrientes minerales (principalmente fósforo y nitrógeno) y agua del suelo en cantidades que la planta no podría obtener por sí misma. También protegen a la planta del ataque de organismos patógenos. A cambio, las plantas les proporcionan energía en forma de azúcares producto de la fotosíntesis. Por su estructura y morfología existen varios tipos de hongos micorrizógenos, principalmente los llamados ectomicorrizógenos y los arbusculares. Los primeros desarrollan estructuras reproductivas (cuerpos fructíferos, productores de esporas, llamados esporóforos) visibles sobre el suelo o subterráneos, de forma, tamaño y color muy variable (forma típica de hongo, como costras, tubérculos, mucílagos, etc.). En los segundos no existe reproducción sexual y sus esporas se desarrollan directamente del micelio asociado a las raíces.

Las ectomicorrizas se caracterizan por que el hongo forma una capa de hifas que rodea las raicillas y modifica su crecimiento normal (Fig. 1). Dicha capa se denomina manto; sus hifas penetran exclusivamente los espacios intercelulares de la corteza de la raíz formando la denominada red de Hartig. Esta red es el órgano mediante el cual la planta y el hongo intercambian agua y nutrimentos. Forman ectomicorrizas aproximadamente 5 000 especies de Basidiomycetes y Ascomycetes, que se asocian principalmente con especies de árboles de zonas templadas, como pinos, oyameles, encinos, hayas, numerosas leguminosas y muchos otros grupos de plantas.

Uno de los aspectos más asombrosos de esta asociación es que un árbol adulto suele tener en sus raíces hifas de hasta 20 especies de hongos ectomicorrizógenos, y a su vez los hongos pueden estar asociados simultáneamente con varias plantas, incluso de especies diferentes. El resultado es un sistema complejo que se extiende por el suelo del bosque, que

Recuadro 13.1 [*continúa*]

Redes micorrícicas: transferencia de nutrientes, carbohidratos y agua

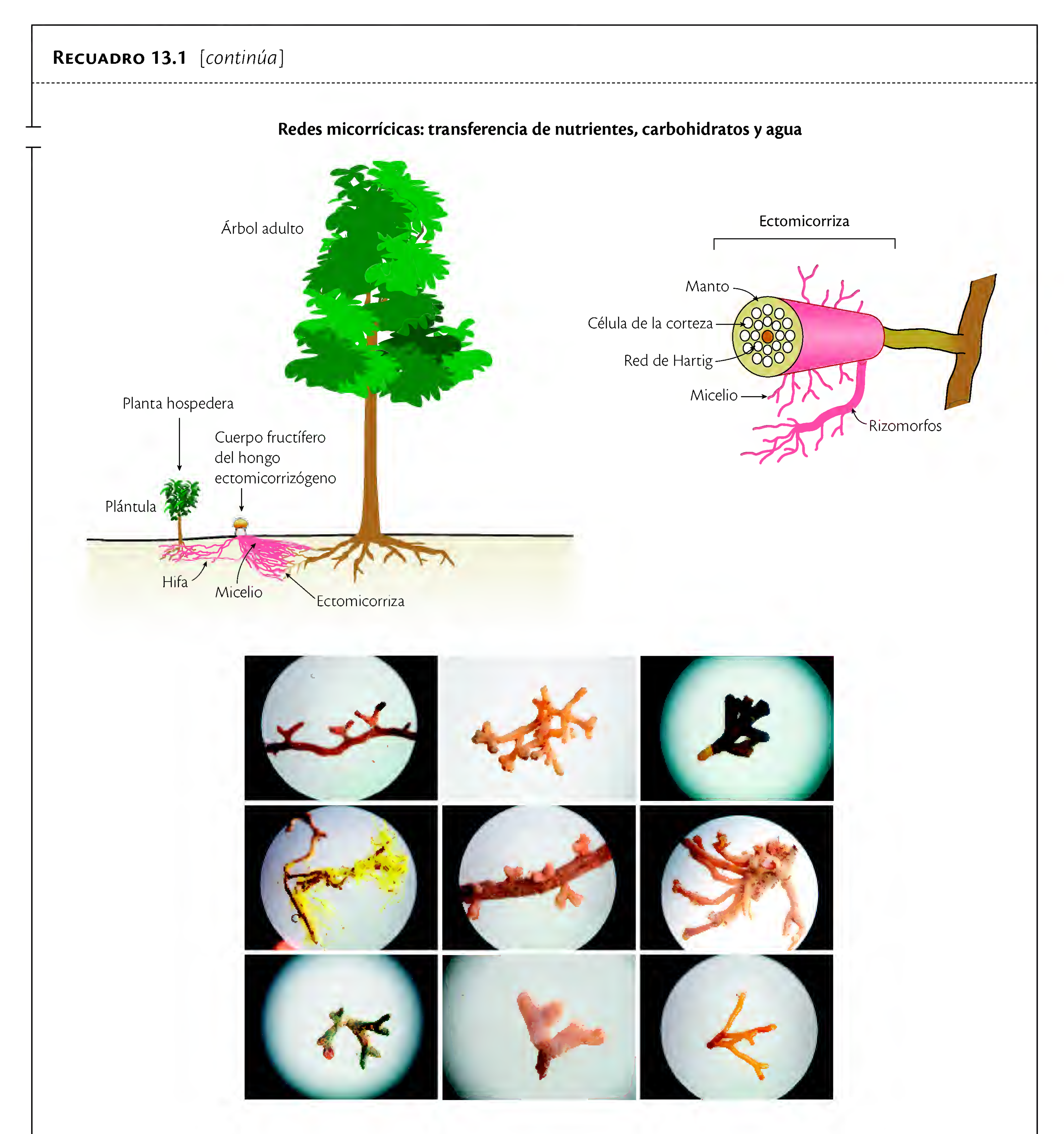


Figura 1 Representación del sistema planta-hongo ectomicorrizógeno. El hongo se desarrolla formando múltiples filamentos (hifas) que envuelven e invaden las raíces finas de las plantas formando la micorriza. Al conjunto de hifas que forma una masa compacta se le conoce como micelio, el cual al rodear a las raicillas forma el manto de la micorriza. Algunas hifas penetran la raíz formando una malla (red de Harting) que entra en contacto estrecho con los tejidos de la raíz de la planta. Es esta red donde se hace la transferencia de recursos entre el hongo y la planta. En el conjunto de fotografías se muestran diferentes tipos de ectomicorrizas en bosques de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán. Del micelio del hongo encontrado en el suelo se forman sus cuerpos fructíferos, que son los encargados de producir esporas por medio de las cuales se pueden formar nuevos hongos. Modificado de Ingleby *et al.* (2004).

interconecta plantas adultas y plántulas de diferentes especies por medio del micelio de cientos de especies de hongos. A este sistema se le conoce como redes ectomicorrícicas y se ha documentado que por medio de ellas los vegetales pueden compartir agua, carbohidratos y minerales. El valor de esta conexión aumenta cuando alguna de las plantas en contacto se encuentra en condiciones desventajosas de nutrientes o agua, por lo que sus oportunidades de supervivencia son mayores ya que puede usar recursos de sus vecinos gracias a su intermediario, el hongo micorrizógeno. De la existencia de esta red depende en gran medida la supervivencia de las plántulas e incluso aquellas que crecen en condiciones de sombra pueden sobrevivir gracias a los carbohidratos producidos en árboles circundantes.

No se conoce con certeza la diversidad de especies que forman al grupo de hongos micorrizógenos que viven en un ecosistema dado. Esto se debe a que no es fácil su identificación usando solo los cuerpos fructíferos o los micelios. Sin embargo, el empleo de técnicas (moleculares) basadas en la identificación con ADN promete grandes avances en este aspecto. Por ejemplo, empleando esta técnica en bosques templados en la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán, se ha encontrado una gran diversidad de estos hongos (Fig. 2): 231 especies de 22 géneros y 19 familias. Los géneros más representados son *Tomentella, Russula, Inocybe* y *Sebacina*, y las especies más abundantes son *Pezizales* sp., *Phialocephala fortinii*, *Russula* grp. *delica*, *Cenococcum geophilum s.l.* y *Rhizoscyphus* sp. De las 36 especies de *Tomentella*, solo nueve constituyen especies conocidas, el resto son probablemente nuevas para la ciencia.

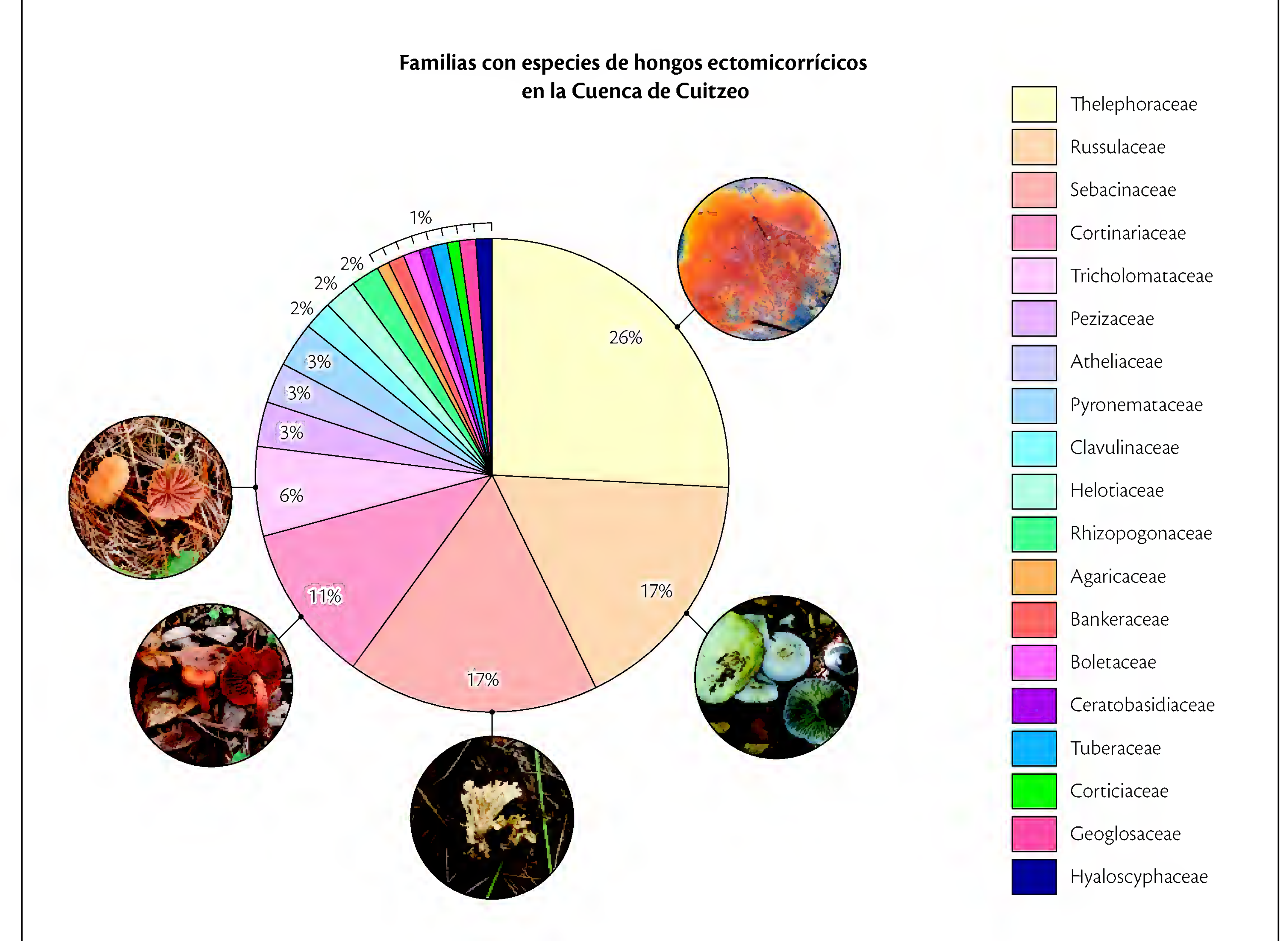


Figura 2 Muestra de la diversidad taxonómica presente en un grupo funcional. La gráfica representa el porcentaje de especies incluidas en diferentes familias de hongos ectomicorrícicos presentes en el suelo de bosques templados (de pino-encino y encinares) de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán. Aunque cinco familias representan más de 75% (Thelephoraceae, Russulaceae, Sebacinaceae, Cortinariaceae y Tricholomataceae), se han detectado otras 14 familias.

contrastes importantes entre estos dos grupos funcionales. Mientras que los EM habitan primordialmente ecosistemas mésicos y templados (bosques de coníferas, bosques de pino-encino y bosques de encino), en los que el suelo contiene abundante materia orgánica, las MVA habitan primordialmente ecosistemas tropicales, semiáridos y áridos, en los que predominan suelos pobres en materia orgánica. Además, mientras que los EM son taxonómicamente diversos y se asocian con un bajo número de especies de plantas (por ejemplo, se han encontrado más de 1000 especies de EM en bosques donde dominan muy pocas especies de coníferas que se asocian a estos hongos), las MVA son taxonómicamente pobres y se relacionan con un alto número de especies de plantas. Por ejemplo, en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco, solo se han encontrado 25 especies de MVA en una comunidad de más de 1000 especies de plantas (Allen *et al.* 1995).

Las bacterias fijadoras de nitrógeno se encuentran mucho menos distribuidas entre las especies de plantas. Los casos más conocidos son el de la asociación entre BFN del género *Rhizobium* con especies de plantas leguminosas (soya, chícharo, frijol, etc.) y el de las BFN del género *Frankia* con especies de plantas no leguminosas (por ejemplo, arbustos del género *Ceanothus*; Chapin III *et al.* 2002). En condiciones de laboratorio se ha estimado que las plantas gastan 25% de su producción de carbohidratos en el mantenimiento de las bacterias.

Una importante diversidad de microorganismos fitopatógenos (como virus, bacterias, protozoos, micromicetos, micoplasmas) y de invertebrados fitoparásitos (por ejemplo, nemátodos) se alimentan de material vegetal vivo, causando a sus plantas hospederas serias enfermedades. En el caso de plantas de importancia agrícola y forestal, estos heterótrofos causan grandes pérdidas económicas. Entre estos últimos se encuentran el virus que causa el mosaicismo del tabaco y las royas o chauistles (hongos basidiomicetos del orden Uridinales, cuyos principales géneros son *Puccinia* y *Urumyces*) que se desarrollan en múltiples especies agrícolas; se estima que al menos 60% de las especies y variedades de plantas agrícolas de México son susceptibles a las royas (López-Ramírez 2002). En los ecosistemas naturales, la presencia de patógenos es prominente. Por ejemplo, en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, cerca de 60% de las hojas de los árboles y las lianas del dosel forestal (techo del bosque formado por la yuxtaposición de las copas de los árboles) y cerca de 65% de las hojas de las plantas del sotobosque (parte inferior del bosque formado por las plantas bajo el dosel forestal) muestran daños (< 1 a 25% de área foliar) por hongos patógenos (García-Guzmán y Dirzo 2001, 2004). En los bordes y en el interior de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, más de 68% de las especies de plántulas muestran síntomas de infección por patógenos (Benítez-Malvido y Lemus-Albor 2005).

Las enfermedades causadas por microorganismos desempeñan un papel importante en el mantenimiento de la diversidad de especies en los ecosistemas. Por ejemplo, en las selvas húmedas los fitopatógenos y fitoparásitos pueden provocar la formación de claros en el dosel del bosque, donde ocurre la regeneración natural de múltiples especies de árboles, al propiciar la muerte y caída de los árboles grandes infectados. Además, los fitopatógenos son agentes de mortalidad que actúan dependiendo de la densidad de las poblaciones de sus plantas hospederas, limitando con ello que una sola especie vegetal monopolice el espacio y otros recursos disponibles de la comunidad vegetal (Gilbert y Hubbell 1996).

Las plantas parásitas poseen estructuras especializadas en sus raíces denominadas haustorios, con los que penetran los tejidos de sus plantas hospederas en la búsqueda de recursos alimenticios. Algunas son totalmente dependientes de estos recursos (holoparásitas) mientras que otras pueden elaborar por sí mismas parte de sus alimentos (hemiparásitas). Las plantas parásitas conforman un grupo encontrado en todos los ambientes terrestres (Press y Graves 1995). En el mundo se han identificado cerca de 4000 especies y en México se han encontrado 386 especies (Cházaro 2006). Las plantas parásitas forman un grupo funcional importante ya que pueden afectar la estructura y dinámica de las poblaciones y comunidades naturales de plantas (*e.g.* Marvier 1998, Press y Phoenix 2005) y pueden constituirse en malezas para varios cultivos, ocasionando grandes pérdidas en la producción agrícola y forestal (Riches y Parker 1995).

Un primer grupo de herbívoros incluye animales que consumen néctar de flores (nectarívoros). Este grupo puede formarse por especies de hormigas, mariposas, palomillas, abejas, colibríes y algunas especies de murciélagos. Los animales que se alimentan de polen conforman el grupo de polinívoros, que incluye especies de insectos, aves y murciélagos. Muchas especies nectarívoras y polinívoras tienen una relación mutualista con especies de plantas de géneros separados (plantas femeninas y plantas masculinas) o bien con ambos sexos en la misma planta, pero requieren un animal para efectuar la polinización. En todos los ecosistemas terrestres, pero con mayor profusión en los bosques tropicales, existe un grupo

de animales nectarívoros y polinívoros al que colectivamente se les conoce como polinizadores. Estos herbívoros desempeñan un papel crucial en la reproducción de más de 70% de las especies de angiospermas (Fontaine *et al.* 2006). Al alimentarse en las flores, los granos de polen se adhieren a sus cuerpos y cuando viajan de flor en flor transfieren el polen de las anteras a los estigmas. Con ello se lleva a cabo el proceso de polinización y el desarrollo de las semillas que darán lugar a nuevas generaciones de plantas. Así, al recibir alimento de las plantas, estos animales proveen el servicio de polinización. Los polinizadores desempeñan un papel fundamental en el mantenimiento de la diversidad genética de las poblaciones y el de las especies en las comunidades vegetales y en la producción agrícola (Fontaine *et al.* 2006).

Los animales herbívoros que se alimentan de frutos, o de arilos de las semillas, conforman el grupo de frugívoros, el cual incluye muchas especies de aves (como el tucán, *Ramphastos sulphuratus*; el tucanete, *Pteroglossus torquatus*, y especies de crásidos como el hocofaisán, *Crax rubra*), de murciélagos y otros mamíferos (por ejemplo, monos araña y monos saraguato). Al igual que con los polinívoros, el grupo de animales frugívoros tiene relaciones de mutualismo con las plantas. Al consumir frutos, estos animales ingieren las semillas que posteriormente regurgitan o defecan en lugares alejados del sitio ocupado por la planta materna. Esta función de dispersión aumenta la probabilidad que tienen las semillas de llegar a desarrollarse en una nueva planta, puesto que la presión por depredación, la competencia entre plántulas hermanas o entre estas y la planta materna, es mayor cerca que lejos de la planta madre (Janzen 1970a; Dirzo y Domínguez 1986). Además, la dispersión favorece que las semillas se depositen en lugares donde las condiciones microambientales puedan resultar mejores para la germinación y el desarrollo de las plántulas. Al igual que los polinizadores, la función que desempeñan los animales dispersores de semillas es crucial para el mantenimiento de la diversidad vegetal y la dinámica de los ecosistemas, sobre todo en los ambientes tropicales donde la mayoría de las especies de plantas ($> 70\%$) tienen relaciones mutualistas con animales frugívoros (Estrada y Fleming 1986; Fleming y Estrada 1993; Levey *et al.* 2002).

Los animales herbívoros que se alimentan de semillas conforman el grupo de granívoros, que incluye especies de insectos (hormigas y escarabajos –particularmente los curculiónidos y cerambícidos), de aves (por ejemplo, palomas, pericos, guacamayas y crácidos) y de mamíferos (sobre todo ratones, ardillas, otros roedores como el tepezcuintle [*Agouti paca*] y el serete o guaqueque [*Dasyprocta punctata*], y ungulados como el pecarí de collar [*Tayassu tajacu*] y el pecarí de labios blancos [*T. pecari*]). Contrario a los polinizadores y a los dispersores de semillas, los granívoros se relacionan de manera antagónica con las especies vegetales ya que funcionan, generalmente, como verdaderos depredadores (es decir, matan las semillas). Esta función de depredación puede ser un factor de regulación para el crecimiento de las poblaciones de plantas y de la biomasa vegetal. Además, cuando la depredación de semillas recae sobre especies que son competitivamente superiores en la comunidad vegetal, los granívoros pueden actuar como un factor que mantiene la diversidad de plantas (Fig. 13.2). Por ejemplo, un experimento de exclusión de mamíferos granívoros pequeños realizado en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, aumentó en casi cuatro veces la densidad de plántulas de *Pseudolmedia oxyphyllaria*, una especie arbórea dominante en ese bosque (Martínez-Ramos 1994) y cuyas semillas son consumidas por ratones (Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998). Se puede esperar que en ausencia de estos granívoros la abundancia de *P. oxyphyllaria* aumente a costa de la disminución (y posiblemente de la desaparición) de otras especies arbóreas, lo que cambiaría la estructura y composición de especies en la comunidad arbórea (Dirzo y Miranda 1991).

Los animales herbívoros que se alimentan de tejido foliar conforman el grupo de folívoros, que incluye, por ejemplo, especies de mariposas y palomillas (solo en sus fases larvarias), de ortópteros (por ejemplo, chapulines y langostas) y de vertebrados como la iguana verde (*Iguana iguana* y especies de iguana negra del género *Ctenosaura*), las tortugas marinas (como la tortuga negra [*Chelonia agassizi*], que se alimenta primordialmente de pasto marino [*Thalassia testudinum*]), algunas tortugas terrestres (por ejemplo, la tortuga del desierto [*Gopherus agassizi*]) y tortugas acuáticas (como la tortuga blanca [*Dermatemys mawii*]), así como los rumiantes y venados, el tapir (*Tapirus bairdii*), el manatí (*Trichecus manatus*) y varias especies de monos (por ejemplo, los monos sarahuatos del género *Alouatta*). Al igual que los granívoros, las especies folívoras tienen relaciones antagónicas con las especies de plantas. Estos depredadores pueden no producir la muerte inmediata de sus plantas presa, pero al consumir tejido fotosintético pueden reducir su potencial para crecer y reproducirse.

Al igual que las especies granívoras, los folívoros pueden desempeñar un papel muy importante en el mantenimiento de la diversidad de especies vegetales al regular

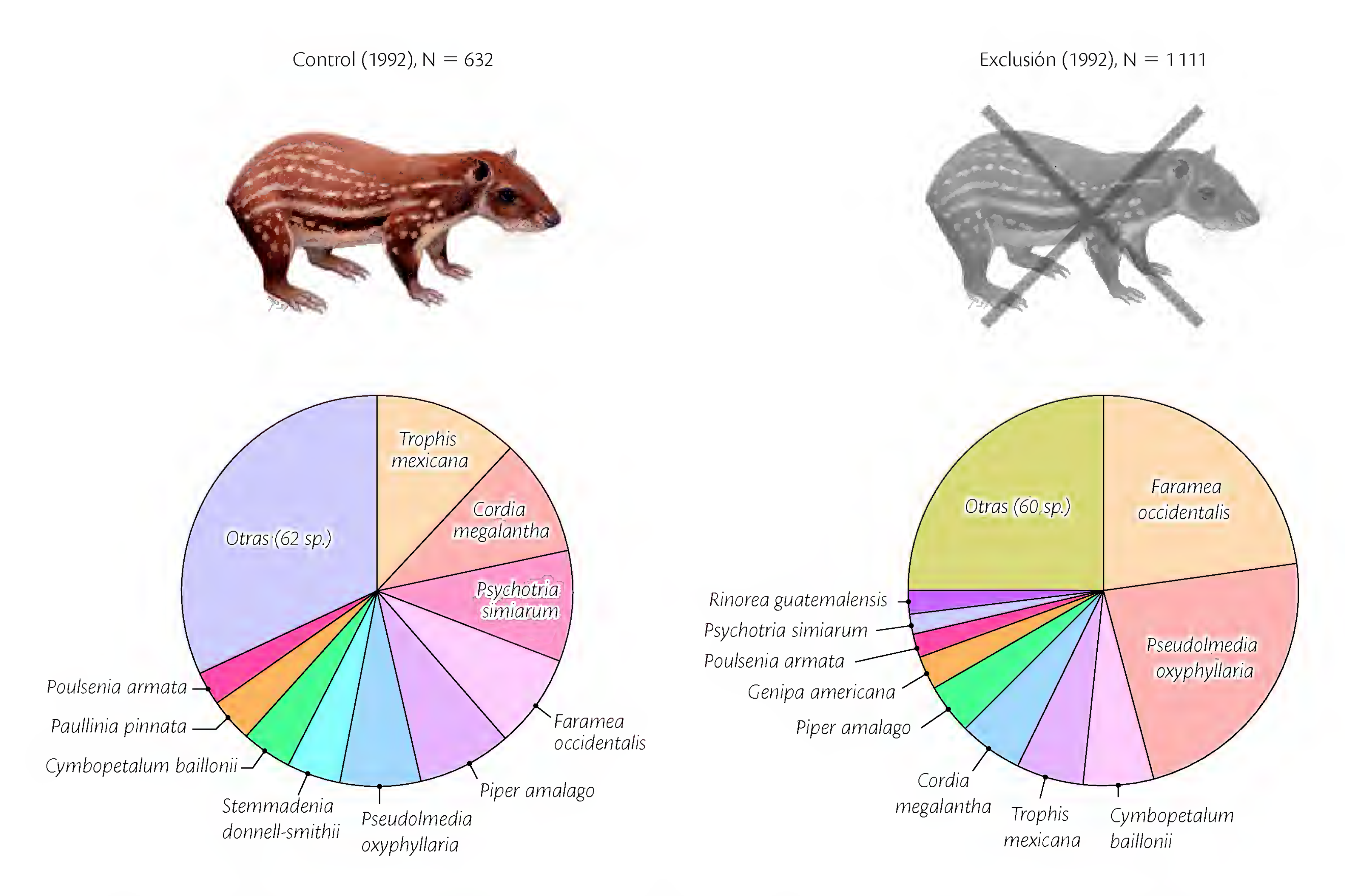


Figura 13.2 Efecto de la exclusión de vertebrados herbívoros (ratones, ardillas, seretes y agutíes) sobre la comunidad de plántulas de la selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz. La exclusión experimental (usando malla metálica tipo gallinero) de este grupo funcional durante cuatro años aumentó la cantidad de plántulas pero redujo la diversidad de especies de la comunidad. En presencia de los herbívoros (tratamiento control), la cantidad de plántulas después de cuatro años fue casi la mitad de aquella registrada en ausencia (tratamiento de exclusión) de estos animales. En ausencia de los herbívoros, dos especies (*Faramea occidentalis* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*) aumentaron notablemente hasta abarcar casi 50% del total de plántulas de la comunidad. Este ejemplo muestra que los herbívoros afectan de manera importante la estructura de la comunidad vegetal de la selva al mantener la diversidad de especies de árboles (modificado de Martínez-Ramos 1991). Ilustración: Marco Pineda/Banco de imágenes Conabio.

el crecimiento de las poblaciones de plantas de mayor abundancia (Dirzo y Miranda 1991; Martínez-Ramos 1991, 1994). Al consumir una parte de la producción primaria (entre 1 y 10%), los folívoros son fundamentales para el flujo de nutrientes en los ecosistemas (Chapin III *et al.* 2002; Townsend 2007). Otros grupos de herbívoros se alimentan de flores, ramillas (por ejemplo, el escarabajo *Oncideres albomarginata chamela*, que se alimenta de las ramillas del árbol *Spondias purpurea* en Chamela, Jalisco; Uribe-Mú y Quesada 2006), tallos (por ejemplo, conejos), savia (áfidos) o raíces (vertebrados como las tuzas). Globalmente, los herbívoros afectan el funcionamiento de los ecosistemas mediando la circulación de energía y materiales entre diferentes niveles tróficos (Roy *et al.* 2001).

En México existe una enorme diversidad de animales herbívoros. Entre los insectos, las especies de mariposas y abejas son notables por su función de polinización. El país es muy rico en mariposas (que además de ser polinizadoras son folívoras en su fase de oruga), ya que se estima la existencia de aproximadamente 25 000 especies (Llorente y Luis 1998). De las 1 589 especies de abejas silvestres registradas para México, 90% son recolectoras de polen (Ayala *et al.* 1998). En México, las avispas de los géneros *Tetrapus* (*T. costaricanus* y *T. mexicanus*) y *Pegoscapus* (*P. baschierii*, *P. kraussii* y *P. mexicanus*) son polinizadores fundamentales de muchas especies arbóreas del género *Ficus* (Cuevas-Figueroa y Carvajal 2005). Asimismo, existe una gran diversidad de especies de dípteros, homópteros, tisanópteros y avispas herbívoras que

inducen la formación de agallas en las hojas de sus plantas presa; por ejemplo, entre 14 y 22% de los individuos y entre 54 y 66% de las especies de plantas de sotobosque (de hasta 2 m de altura) de las selvas húmedas de Los Tuxtlas y de Chajul presentan en sus hojas agallas producidas por el ataque de insectos herbívoros (Cuevas-Reyes *et al.* 2003; Oyama *et al.* 2003). En la selva baja caducifolia y mediana subperennifolia de Chamela, Jalisco, en una muestra de 173 especies de plantas leñosas se encontraron 39 especies de insectos formadores de agallas, las cuales infestaron a 22% de las especies; estos insectos depredan plantas hospederas de manera muy específica, de modo que la riqueza de especies de insectos agalleros aumenta linealmente con la riqueza de especies de plantas (Cuevas-Reyes *et al.* 2004).

Respecto a los vertebrados herbívoros, se estima que entre las 1 200 especies de aves encontradas en México, 57 (~5%) son de colibríes, pequeñas aves que se alimentan primordialmente de néctar (Torres-Chávez y Navarro 2000). En la selva seca de Chamela, Jalisco, de entre 67 especies de aves que habitan el bosque maduro, 6.2% son nectarívoras, 9.2% frugívoras y 10.8% granívoras estrictas (Jorge Schondube, com. pers.). De las 137 especies de murciélagos reportadas en el país, 10.2% son nectarívoras y, en general, de las 480 especies de mamíferos terrestres, 321 (67%) son herbívoras, incluyendo folívoras (51%), frugívoras (39%) y nectarívoras (10%). En Chamela, de 15 especies de murciélagos encontradas en el bosque maduro, la mitad son frugívoras y una cuarta parte nectarívoras (Katheryn Stoner, com. pers.).

Consumidores secundarios

Dentro de este grupo encontramos la misma variedad de organismos que en el caso de los consumidores primarios, es decir, microorganismos (virus, bacterias, protozoos y hongos micromicetos), plantas parásitas de hongos micorrizógenos (micoheterótrofas), animales invertebrados (por ejemplo, nemátodos parásitos, medusas, corales, pulpos, arañas y muchas especies de hormigas, ortópteros y coleópteros) y animales vertebrados (peces, anfibios, serpientes, la mayoría de las lagartijas y lagartos, águilas, halcones, lechuzas, coyotes, jaguares, entre muchos otros). Además, existen carnívoros que se alimentan de otros carnívoros, como las orcas (*Orcinus orca*), cuya dieta incluye focas y tiburones (que a su vez consumen peces).

A los consumidores secundarios que se alimentan de otros animales vivos se les denomina carnívoros. Entre los carnívoros se distinguen aquellos que al atacar a sus presas las matan (depredadores *sensu stricto*), los que no necesariamente causan la muerte inmediata de las presas (parásitos, indicados en la figura 13.1 como zooparásitos, cuyo tamaño corporal es mucho menor que el de sus animales presa) y aquellos que inician su ciclo de vida como parásitos pero que al alcanzar el estado adulto causan la muerte de la presa (parasitoides, generalmente insectos).

La importancia ecológica de los parásitos se hace evidente cuando se considera que cada ser vivo puede ser el hospedero de cuando menos una especie de parásito, representado por uno o más individuos. Es decir, al menos 50% de todas las especies que habitan el planeta son parásitas (y parasitoides, véase más adelante) de animales o de plantas, y más de la mitad de todos los organismos vivos son parásitos (Begon *et al.* 1986). Múltiples especies de virus, bacterias y protozoos actúan como parásitos que causan enfermedades (indicados como zoopatógenos en la figura 13.1, organismos que completan todo su ciclo de vida dentro de sus presas huéspedes). Los virus son patogénicos por excelencia y causan un amplio ámbito de enfermedades a los animales. Baste mencionar, entre los que afectan a los humanos, a los causantes del sida, del sarampión, de la viruela y de la influenza. Entre las bacterias encontramos más de 200 especies patógenas que causan diversas enfermedades a los seres humanos y otros mamíferos, como tuberculosis, cólera, tifoidea, sífilis, difteria y lepra, entre muchas otras. Algunos patógenos protozoarios producen enfermedades muy serias y de grandes costos sociales y económicos, como paludismo (*Plasmodium vivax*), leishmaniasis o enfermedad de los chicleros (producido por *Leishmania mexicana*) y mal de chagas (*Tripanosoma cruzi*). Hay invertebrados parásitos (que completan su ciclo de vida con una fase de vida libre fuera de sus hospederos) como los nemátodos (por ejemplo, las tenias), tremátodos (como *Fasciola hepatica*), anélidos (por ejemplo, las sanguijuelas) e insectos como pulgas, piojos y garrapatas que provocan graves problemas de salud y pérdidas en la industria de productos agrícolas, pecuarios y piscícolas, con consecuencias sociales y económicas importantes para las poblaciones humanas. Entre los invertebrados existen grandes grupos que actúan como parasitoides de animales, como las avispas de la familia Hymenoptera. Las avispas hembra depositan huevecillos dentro o sobre orugas de palomillas, mariposas y escarabajos que sirven como alimento al eclosionar las larvas. Esta propiedad ha sido usada como una herramienta importante en progra-

mas de control biológico de plagas y especies invasoras (Van Driesche y Bellows 1996).

En México habita una gran diversidad de vertebrados depredadores. Todas las especies de anfibios (361) y la mayoría de las 804 especies de reptiles (incluyendo lagartijas y serpientes, pero exceptuando especies de iguanas y algunas tortugas) presentes en el país son carnívoras (Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004). Con respecto a las aves, es notable la riqueza de halcones, águilas, gavilanes y búhos, entre los que destacan el águila arpía (*Harpia harpyja*) por su gran tamaño (los individuos femeninos miden 1 m de largo, 2 m de envergadura y tienen un peso promedio de casi 8 kg) y el águila real (*Aquila chrysaetos*) por su simbolismo para el país. Entre los mamíferos existe todo un orden, Carnívora, que incluye los depredadores de mayor tamaño en ecosistemas áridos, templados y tropicales. Felinos como el jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Puma concolor*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), el jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*) y el margay (*Leopardus wiedii*) son los depredadores superiores de la red trófica presente en diferentes ecosistemas tropicales y subtropicales terrestres de México. En áreas templadas, los pumas, el oso negro (*Ursus americanus*) y los gatos monteses (*Lynx rufus*), junto con los cánidos como el coyote (*Canis latrans*) y el lobo (*Canis lupus baileyi*), desempeñan este papel. En zonas áridas algunos de estos felinos (puma, jaguar) también actúan como tales. Alrededor de 58% de las especies de mamíferos en México son carnívoras (Ceballos y Oliva 2005). En los ecosistemas, muchas especies de aves son carnívoras. Por ejemplo, en la selva seca de Chamela, 51% de las especies de aves son carnívoras, se alimentan estrictamente de insectos, y otro 18% son carnívoras facultativas que pueden incluir también alimento vegetal en su dieta (J. Schondube com. pers.).

Todos estos grupos de patógenos, parásitos, parasitoides y depredadores tienen un papel importante como reguladores de la dinámica de las poblaciones de animales herbívoros y de organismos heterótrofos, y con ello afectan la estructura de las comunidades (Lima y Valone 1991) y el funcionamiento de los ecosistemas. Así, por ejemplo, los ratones *Peromyscus maniculatus*, *P. spicilegus* y *Microtus mexicanus*, junto con dos especies de aves (*Pheucticus melanocephalus*, de la familia de los cardenales, y la calandria [*Icterus galbula*]), son depredadores importantes de las poblaciones de mariposas monarca (*Danaus plexippus*) que pasan la época invernal en la Sierra Chincua, Michoacán (Brower *et al.* 1985; Glendinning y Brower 1990). Se ha estimado que tan solo una población de *P. maniculatus* es capaz de consumir en una noche cerca de 10% de las mariposas encontradas sobre el suelo (alrededor de 65 000 por hectárea; Glendinning y Brower 1990). A su vez, las mariposas monarca son notables polinizadores, que junto con otros animales llamados polinizadores migratorios desempeñan un papel fundamental para la reproducción y el mantenimiento de muchas especies de plantas (varias de importancia comercial) encontradas a lo largo de su trayecto migratorio (Withgott 1999; Brower *et al.* 2006).

En Chamela, Jalisco, los jaguares cazan ocho especies de mamíferos que tienen pesos mayores de un kilogramo; generalmente, consumen cuatro especies que constituyen más de 95% de la biomasa contenida en su dieta, incluyendo el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el pecarí de collar (*Tayassu pecari*), el coatí (*Nasua narica*) y el armadillo (*Dasypus novemcinctus*; Núñez *et al.* 2002). En la misma región, los pumas comparten con los jaguares una dieta semejante de presas (80% de similitud en la composición de especies), pero tienen una amplitud de dieta mayor al cazar el doble de especies de mamíferos que los jaguares (Núñez *et al.* 2002). Los coyotes depredan en esa región a 12 especies de mamíferos (principalmente pequeños roedores y venados), aves, dos especies de reptiles (iguanas) y varias de insectos (Hidalgo-Mihart *et al.* 2001). Todas estas presas, sobre todo los venados, pecaríes e iguanas, tienen un papel fundamental como herbívoros grandes que consumen follaje o semillas en las selvas de la costa de Jalisco y otras regiones de México.

Saprótrofos

Aquellos organismos que se alimentan de cuerpos o tejidos muertos, o bien de residuos orgánicos digiriéndolos internamente, conforman el grupo de saprófagos. En este grupo se incluyen muchas especies de anélidos (gusanos segmentados como las lombrices de tierra y los gusanos marinos [poliquetos]), ácaros, crustáceos (por ejemplo, cangrejos), insectos (como colémbolos, moscas, derméstidos, termitas y escarabajos que se alimentan de madera muerta) y vertebrados, incluyendo cuervos (*Corvus corax*), zopilotes (*Coragyps atratus* y *Catartes burrovianus*) y el cóndor real (*Sarcoranphus papa*). Estos organismos tienen una función crucial en los ecosistemas al llevar a cabo la transformación de la materia orgánica en elementos minerales con la participación del último eslabón de la cadena trófica: los saprofitos (los cuales secretan enzimas que descomponen la materia orgánica hasta for-

mas simples que pueden absorber como alimento). Estos últimos son microorganismos que descomponen la materia orgánica liberando carbono a la atmósfera y nutrimentos en formas químicas que pueden ser utilizadas por las plantas y animales (como nitrógeno, fósforo, potasio y calcio). Entre estos degradadores se encuentran muchas especies de bacterias, hongos y protozoos. En ausencia de organismos degradadores, los ecosistemas tendrían un colapso en su estructura y funcionamiento ya que no habría manera de mantener la productividad primaria de los mismos; de hecho existe una relación lineal entre la productividad primaria neta (véase adelante) de los ecosistemas y la tasa de respiración de la biota del suelo, cuya biomasa se compone entre 80 y 90% de hongos y bacterias (Chapin III *et al.* 2002).

13.2.3 Relaciones entre grupos funcionales en redes tróficas

En todo ecosistema, acuático o terrestre, encontramos los cuatro grupos funcionales básicos (autótrofos, consumidores primarios, consumidores secundarios y degradadores). La energía y los materiales fluyen desde los autótrofos hasta los degradadores por medio de una red de interacciones bióticas y relaciones tróficas. La producción de biomasa en cada nivel trófico, la magnitud y velocidad con que fluyen la energía y los materiales por la red trófica, así como la complejidad de la red misma varían entre ecosistemas (véase adelante) pero, en general, la mayor proporción de energía y materiales se encuentra en el grupo de autótrofos y disminuye hacia los consumidores primarios, los consumidores secundarios y los degradadores (Saugier *et al.* 2001). Dado que los autótrofos capturan el carbono y la energía desde fuentes abióticas, se les denomina como el grupo funcional de *productores primarios*, mientras que a los organismos que se alimentan de productores primarios se les denomina *productores secundarios* (Chapin III *et al.* 2002).

La cantidad de carbono capturada por los autótrofos por medio de rutas quimiosintéticas y fotosintéticas (fitomasa) por unidad de área y unidad de tiempo se conoce como productividad primaria neta (PPN; Saugier *et al.* 2001). *Grosso modo*, se estima que la producción secundaria es una milésima parte de la PPN en cualquier ecosistema terrestre (Chapin III *et al.* 2002). Por ejemplo, entre diferentes bosques tropicales la PPN varía entre 1.7 y 21.7 toneladas de carbono por hectárea al año (Clark *et al.* 2001), mientras que la producción de biomasa de todos los animales no pasa de algunas centenas de kilos. Así, en una selva de la Amazonia central se estimó que la biomasa vegetal en peso fresco fue de 940 toneladas por hectárea y la de la biomasa animal fue tan solo de 200 kilos (0.02% de la biomasa total), la mitad de la cual correspondió a la fauna del suelo (Fittkau y Klinge 1973). Este tipo de análisis no existe aún para los ecosistemas terrestres de México. En los ecosistemas marinos, sin embargo, la producción secundaria es notablemente mayor que en los ecosistemas terrestres, dado que la elevada producción primaria del fitoplancton es transferida con mayor eficiencia por el zooplancton y los carnívoros marinos (Townsend 2007).

El decaimiento de energía entre los grupos funcionales se debe a que la transferencia de esta entre un grupo y otro no es total debido a que los productores secundarios no son 100% eficientes (existen compuestos químicos y estructuras físicas en los autótrofos que los protegen de ser consumidos por microorganismos y animales) y hay factores que limitan la abundancia de las poblaciones de consumidores primarios. Parte de la energía se disipa como calor generado por la respiración de los organismos y parte de la biomasa de los productores primarios se incorpora a la materia orgánica del suelo sin ser consumida por heterótrofos. Esta materia orgánica entra al proceso de descomposición efectuado por los degradadores (véase antes). En el suelo y en ambientes acuáticos el grupo de degradadores conforma una compleja red de interacciones tróficas, tan compleja o más que aquella formada por los productores primarios y secundarios (Ruf y Beck 2005).

Existen algunos estudios en México que ilustran la complejidad de las relaciones entre grupos funcionales y el flujo de energía y la estructura trófica de ecosistemas acuáticos. En un análisis de la estructura trófica de un ecosistema marino del Golfo de California se definieron 29 grupos funcionales (entre diferentes grupos de productores primarios, productores secundarios y degradadores) con una PPN de 6 633 toneladas de biomasa por kilómetro cuadrado al año. De la energía contenida en esta producción, 52% circuló por la red trófica de consumidores, 20% se perdió por respiración, 16% se convirtió en detritos y 12% se removió por actividades de pesquería comercial (Morales-Zárate *et al.* 2005). El estudio sugiere que la pesca no ha afectado el balance energético del ecosistema ya que los controladores principales de este balance fueron la competencia y la depredación entre los componentes de la red trófica. Una situación contraria se encontró en un ecosistema bentónico marino del Golfo de California impactado por la cosecha de

camarones. En este ecosistema se definieron 27 grupos funcionales y una producción primaria neta de 4 000 toneladas de biomasa por kilómetro cuadrado al año; 52% de esta producción pasó a la red de consumidores, 40% se perdió por respiración y 8% se convirtió en detritos. En este caso, el ecosistema se encontró energéticamente balanceado (la producción primaria fue casi igual a la respiración, o bien la producción total del sistema fue similar al consumo), pero la cosecha de camarones ha reducido la complejidad de la red trófica y disminuido la producción del sistema (Arreguín-Sánchez *et al.* 2002).

La estructura y el flujo de energía en ecosistemas de lagunas costeras difieren de los observados en los ecosistemas marinos. Por ejemplo, para la laguna costera de Huizache-Caimanero, Sinaloa, se desarrolló un modelo de flujo de energía semejante a los anteriores, considerando 26 grupos funcionales de diferentes niveles tróficos. La mayor parte de la producción de las macrofitas se convirtió en detritos, mientras que la producción del fitoplancton pasó en su mayoría al zooplancton; a diferencia de los ecosistemas marinos antes mencionados, en los que la producción secundaria se basa en el consumo de autótrofos, en esta laguna, que es representativa de los estuarios tropicales encontrados en México, gran parte de la energía (alrededor de 50%) que mantiene a la red de consumidores provino de detritos, los cuales son también fundamentales para la producción pesquera (Zetina-Rejón *et al.* 2003). Otra diferencia entre estos ecosistemas es que mientras en el mar la energía fluye de manera importante entre los niveles tróficos superiores (consumidores), en la laguna costera fluye principalmente en los niveles tróficos inferiores (productores). Muchas de las especies de consumidores que habitan la laguna son formas juveniles transitorias que pasan una etapa de su desarrollo o se protegen de los depredadores en la laguna.

Finalmente, existe un estudio sobre la estructura trófica y el flujo de energía para un ecosistema de manglar en México (en la Península de Yucatán) que muestra una situación diferente (Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez 2001). En este caso se describieron 19 grupos funcionales que abarcan a los productores primarios y a tres niveles de consumidores secundarios (incluyendo nueve grupos funcionales de peces que difieren en su similitud trófica). Al ser un sistema abierto y conectado al mar, gran parte de la producción primaria neta (estimada en 156.5 toneladas por kilómetro cuadrado al año) sale del manglar a otros ecosistemas. Solo 4% de la producción primaria del manglar es consumido por los herbívoros y 7% de esta producción se convierte en detritos que mantienen a una buena parte de los consumidores (67% de los detritos pasa al grupo de peces por medio de microcrustáceos bentónicos). En este sentido, el ecosistema de manglar es más semejante al de una laguna tropical que a un ecosistema marino. Dado que dentro de este manglar existe un bajo nivel de depredación natural sobre los peces, resulta altamente productivo.

Los estudios anteriores son de los pocos que existen sobre grupos funcionales y la estructura y dinámica de la red trófica en ecosistemas naturales de México. A la fecha no hay un estudio semejante para algún ecosistema de agua dulce (sin embargo, véase Zambrano *et al.* 2001 para el caso de un sistema de posa de crianza de peces) o terrestre del país.

13.3 Grupos funcionales en ecosistemas terrestres importantes de México

Más allá de la propiedad trófica, las especies difieren en otras propiedades funcionales que tienen efectos importantes sobre la estructura y dinámica de las comunidades y los ecosistemas. La orografía de México es muy heterogénea y su territorio cubre ambientes tropicales, subtropicales, templados, áridos y desérticos. Por ello, existen gradientes amplios de temperatura desde las partes alpinas de los volcanes elevados hasta las zonas cálidas de las regiones tropicales de tierras bajas. Asimismo, hay fuertes contrastes en la disponibilidad de agua de lluvia entre las zonas desérticas y las regiones tropicales húmedas. Del mismo modo, la capacidad de retención de agua, el contenido y la cantidad de nutrientes y la textura del suelo, así como la topografía del terreno, varían ampliamente entre regiones geográficas. A lo largo de estos gradientes se segregan diferentes grupos de plantas y animales que contrastan en sus respuestas a diferentes regímenes de temperatura, de disponibilidad de agua y de condiciones fisicoquímicas del suelo.

Las plantas de diferentes áreas climáticas pueden agruparse por la forma en que enfrentan y responden a cambios en las condiciones ambientales locales (por ejemplo, a periodos de sequía, a heladas e inundaciones). A lo largo de la historia se han propuestos varios esquemas de clasificación de plantas en grupos (o tipos) funcionales, algunos de ellos revisados por Duckworth *et al.* (2000). Globalmente, las especies vegetales terrestres pueden distinguirse en grupos que contrastan en las dimensiones, la forma y el funcionamiento de sus raíces en

relación con la disponibilidad de agua de lluvia (Schenk y Jackson 2002). El prominente ecólogo inglés Philip Grime (1974) propuso un esquema de clasificación funcional de plantas, conocido como estrategias C-S-R, que se basa en considerar la habilidad de las plantas para: *1*] competir con plantas vecinas por recursos (estrategia competitiva, C), *2*] tolerar el estrés (estrategia de tolerancia al estrés S; el estrés es la limitación a la producción de biomasa impuesta por agentes externos, como la escasez o el exceso de energía solar, agua o nutrientes minerales), y *3*] colonizar áreas abiertas (estrategia ruderal, R) producidas por disturbios (reducción de la biomasa vegetal por agentes naturales de origen abiótico o biótico). Así, en los ambientes tropicales húmedos (donde los recursos de luz y nutrientes del suelo son escasos) dominan plantas con una estrategia C; en los ambientes alpinos y desérticos (donde las temperaturas son extremas y la disponibilidad de agua escasa) dominan plantas con estrategia S, y las plantas que habitan sitios sujetos a disturbios recurrentes (quemas, deslaves, apertura de brechas) presentan una estrategia R. Grime (2001) ha discutido a profundidad los detalles de la teoría C-R-S y las ventajas y limitaciones para explicar la diversidad funcional encontrada en el universo vegetal (y también animal).

También suele agruparse a las especies vegetales en un sistema de clasificación de grupos funcionales que toma en cuenta la posición (y exposición a factores ambientales favorables o adversos) que tienen las yemas de crecimiento de la planta, las cuales son fundamentales para la supervivencia, el desarrollo y la reproducción de las mismas. Este sistema, conocido como *espectro de formas de vida* de Raunkaier (1934), distingue seis grupos: *1*] fanerofitas, plantas cuyas yemas están totalmente expuestas en ramas y tallos aéreos (por encima de 25 cm del suelo); *2*] camaefitas, plantas cuyas yemas se encuentran cerca del nivel del suelo; *3*] hemicriptofitas, plantas con yemas de crecimiento sobre el suelo; *4*] criptofitas, plantas con yemas por debajo del suelo; *5*] terofitas, plantas con yemas en las semillas que permanecen latentes en el suelo, y *6*] epífitas, plantas que viven sobre otras plantas.

La frecuencia de especies de cada uno de estos grupos varía entre localidades con diferente régimen climatológico y tipo de suelo. En ambientes áridos predominan las terofitas, en ambientes fríos las criptofitas y en ambientes cálidos y húmedos las fanerofitas y epífitas. Aun dentro de una misma zona geográfica, la frecuencia de especie por grupo funcional varía como función de variables de suelo y regímenes de disturbio. Por ejemplo, en la región tropical estacionalmente seca de Nizanda, Oaxaca, se encuentran juntas sabanas dominadas por plantas hemicriptofitas (que crecen en los sitios con un suelo somero y en los cuales los incendios son frecuentes) y bosques tropicales caducifolios dominados por fanerofitas (que crecen en los sitios con suelo más profundo y en los cuales no se presentan fuegos; Pérez-García y Meave 2004). Además, las plantas con diferentes formas de vida tienen vulnerabilidad distinta a disturbios; por ejemplo, la supervivencia de las especies vegetales a la ocurrencia de un fuego depende de su forma de vida (Chapman y Crow 1981).

Las diferentes formas de vida representan en el mundo vegetal soluciones distintas para capturar carbono y absorber agua y explotar nutrientes del suelo dependiendo de las circunstancias del ambiente imperante. La diversidad de formas de vida en un ecosistema dado, entonces, puede indicar las posibles alternativas para conservar/manejar funciones del ecosistema, como la de captura y almacenamiento de carbono y de agua (en el suelo y mantos freáticos) y la de retención de suelos. Este análisis, sin embargo, ha sido poco explorado en México y, en todo el país, aún carecemos de análisis globales, regionales y locales de los espectros de formas de vida vegetal que nos den la posibilidad de explorar este tipo de alternativas de manejo de los ecosistemas.

De igual manera, en los animales es posible diferenciar grupos funcionales considerando atributos morfológicos, fisiológicos, conductuales o de historia de vida que expresan formas contrastantes para enfrentar las condiciones físicas adversas de su ambiente o de explotar diferencialmente los recursos del mismo. Por ejemplo, en los bosques existen grupos de especies de insectos, anfibios, reptiles y mamíferos, que habitan principalmente el dosel del bosque (animales arborícolas), con estructuras particulares que les permiten explorar, alimentarse, anidar, descansar y transportarse entre troncos, ramas y ramillas. Otros desarrollan todas sus actividades sobre el suelo (animales terrestres), mientras que otro grupo habita por debajo del suelo (animales fosoriales). Aun dentro de un mismo tipo de animales, por ejemplo entre las aves, existen grupos básicamente terrestres con pobre habilidad para volar (el tinamú, el pavón, la chachalaca, el guajolote, la codorniz y el correcaminos) y que cosechan sus recursos al nivel del suelo; otros forrajean principalmente en el dosel del bosque, como muchas especies de pericos, tucanes, guacamayas y carpinteros, y otros más explotan sus recursos por encima del dosel gracias al vuelo libre (como las águilas y los halcones). Las especies de aves pueden mostrar una notable diversidad funcional

de acuerdo con sus estrategias de forrajeo. Por ejemplo, en el Desierto Chihuahuense, en Nuevo León, se clasificaron 48 especies de aves en siete grandes grupos funcionales y 12 subgrupos considerando diferentes estrategias de forrajeo (Contreras-Balderas *et al.* 2000). En la selva seca de Chamela, la comunidad de aves ha sido caracterizada en seis grupos funcionales (insectívoros, carnívoros –depredadores de vertebrados–, polinívoros, frugívoros, granívoros y omnívoros), predominando los insectívoros con 51% de las especies, casi el doble del grupo de herbívoros (26%; Jorge Schondube, com. pers.).

La presencia de este tipo de grupos funcionales y la frecuencia de especies que compone cada uno varía entre diferentes ecosistemas y con la definición de los grupos funcionales. En la siguiente sección se hace una somera revisión del conocimiento que se tiene para diferentes grupos funcionales en cuatro de los ecosistemas terrestres más importantes (por su extensión, biodiversidad y nivel de conocimiento ecológico) en México.

13.3.1 Grupos funcionales en ecosistemas áridos

En los ambientes desérticos o áridos cálidos (precipitación < 500 mm por año) de México existen grupos de plantas que difieren en sus respuestas a los periodos extensos de sequía. La dinámica de producción primaria en los ecosistemas áridos se ve afectada por la habilidad de diferentes grupos de plantas para sobrevivir a los periodos de sequía y usar eficientemente los escasos eventos de lluvia. Así, se ha encontrado una clara relación entre la producción primaria y la cantidad de lluvia, y entre la cantidad de nitrógeno reabsorbido por la vegetación y esta última (Pavón *et al.* 2005).

Un grupo conformado por plantas terofitas, básicamente plantas herbáceas anuales, responde a la sequía produciendo grandes cantidades de semillas que son dispersadas ampliamente y que pueden permanecer vivas en el suelo sin germinar durante los largos periodos en los que no llueve; estas semillas germinan tan pronto se presenta un evento importante de lluvia (Pake y Venable 1996). En el lapso de unos cuantos meses, las semillas germinadas se desarrollan en plantas maduras que florecen de manera sincrónica y que después de producir sus semillas mueren. Al caer las semillas al suelo comienza un nuevo ciclo de espera. Estos eventos de lluvia son poco frecuentes, erráticos y efímeros, y junto con otros factores, como el tipo de sustrato y la temperatura, determinan las fases de crecimiento y reproducción de estas plantas (Rivas-Arancibia *et al.* 2006). Las plantas anuales, así como los pastos y los arbustos cuyo ritmo de crecimiento y reproducción también es marcado por la ocurrencia de la lluvia, proveen recursos alimenticios que son críticos para diferentes grupos de herbívoros (por ejemplo, granívoros, nectarívoros y polinívoros), lo que afecta la estructura y dinámica de las comunidades de animales invertebrados y vertebrados (Brown y Venable 1991; Desmond 2004; Camargo-Ricalde *et al.* 2005; Hernández *et al.* 2005).

Otro grupo de plantas, de hábito leñoso y arbustivo, poseen hojas muy reducidas (denominadas micrófilas), con frecuencia transformadas en espinas, que reducen la pérdida de agua por transpiración. Estos arbustos, predominantemente leguminosas en el caso de las zonas áridas de México, poseen con frecuencia raíces someras pero extensas (Schenk y Jackson 2002), lo cual puede facilitar la captura de agua durante las lluvias esporádicas. Existen también algunos arbustos y árboles como el mezquite (especies del género *Prosopis*, Mimosaceae), la gobernadora (*Larrea tridentata*, Zygophyllaceae) y el palo fierro (*Olneya tesota*, Fabaceae) que producen raíces robustas que se extienden a grandes profundidades en el suelo en búsqueda de agua del manto freático (C. Martorell com. pers.). Otro grupo resuelve el problema de escasez de agua almacenando este recurso vital en tejidos carnosos. Los magueyes, los nopales, los cactos columnares y las biznagas son ejemplo de esta forma funcional. En los magueyes, las hojas tienen esta función de almacenamiento, mientras que en los otros tres tipos de plantas carnosas son los tallos los que almacenan el agua. Muchas de estas especies suculentas reducen la pérdida de agua cerrando sus estomas durante el día y llevando a cabo la fijación de carbono durante la noche gracias a su metabolismo CAM (Martin *et al.* 1982). Las forma de roseta de las especies de las familias Agavaceae (géneros *Agave*, *Furcraea* y *Yucca*), Nolinaceae (*Nolina*, *Beaucarnea* y *Dasylirion*), Bromeliaceae (*Hechtia*) y Crassulaceae (*Echeveria*, *Dudleya* y *Graptopetalum*) desempeñan un papel muy importante en la captura de agua de lluvia y neblina (Martorell y Ezcurra 2002).

En las zonas áridas existe una relación estrecha entre diferentes grupos funcionales que ejemplifica cómo la existencia de un ecosistema depende de la interdependencia entre diferentes grupos funcionales. Tal interdependencia determina que la desaparición de un grupo lleve a la pérdida de otros y a cambios importantes del ecosistema como un todo. Un grupo de especies arbustivas tiende a establecerse en áreas de suelo expuesto a la

radiación solar directa (Flores *et al.* 2004). Una vez que se desarrollan, estos arbustos crean bajo su cobertura condiciones de sombra y de mayor disponibilidad de agua, lo cual favorece la germinación, el establecimiento y la supervivencia en las etapas tempranas de desarrollo de otro grupo de plantas (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Flores *et al.* 2004; Martínez-Berdeja y Valverde 2008). Este fenómeno, llamado nodricismo, es fundamental en el mantenimiento de la mayoría de las especies de cactos (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Godínez-Álvarez *et al.* 1999, 2003). Aun la cobertura de arbustos y árboles puede ser fundamental para el mantenimiento de diferentes grupos funcionales de insectos, como se encontró en el Desierto Sonorense en la parte sur del estado de Sonora (Bestelmeyer y Schooley 1999). Algunas especies de arbustos (por ejemplo, *Acacia bilimekii*) son tolerantes a niveles altos de disturbio humano (Jiménez-Lobato y Valverde 2006), pero su completa remoción podría desencadenar la desaparición de especies de cactáceas y de hormigas. Por ejemplo, la dinámica de las poblaciones de la pequeña cactácea *Mammillaria pectinifera*, de densidad poblacional muy baja, es muy sensible a cambios en la tasa de reclutamiento de plántulas y los arbustos proveen parte de los micrositios que favorecen el establecimiento y sobrevivencia de ellas (Valverde y Zavala-Hurtado 2006). En este caso, bajo la nodriza disminuye notablemente la depredación que sufren las plántulas por parte de escarabajos (Peters *et al.* 2008). La mayoría de las especies de arbustos que funcionan como nodrizas son leguminosas (de los géneros *Acacia* y *Mimosa*). Las leguminosas, en general, tienden a formar en sus raíces nódulos que contienen bacterias que fijan nitrógeno en una forma que es accesible para las plantas. Es posible que además de proveer condiciones abióticas más apropiadas para el desarrollo de las cactáceas, los arbustos leguminosos también faciliten el desarrollo de las plantas suculentas aumentando la disponibilidad de nitrógeno, como ha sido demostrado para otros sistemas de nodricismo en ambientes mediterráneos (Gómez-Aparicio *et al.* 2004).

Las cactáceas, a su vez, proveen recursos alimenticios básicos para el mantenimiento de la fauna ecológicamente importante de las zonas áridas (Rico-Gray *et al.* 1998). Por ejemplo, en varias zonas áridas y semiáridas de México, murciélagos como *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana* y varias especies de aves dependen para su alimentación del polen, néctar o frutos provistos por especies de *Neobuxbaumia tetetzo*, *Stenocereus queretaroensis* y otras especies de cactáceas columnares (Valiente-Banuet *et al.* 1996; Pimienta-Barrios *et al.* 2004; Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005). A su vez, muchos de estos animales son polinizadores obligados de estas cactáceas (Valiente-Banuet *et al.* 1996, 1997; Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005; Molina-Freaner *et al.* 2005). Por ejemplo, en Sonora, la producción de semillas del cacto *Stenocereus eruca* depende de la presencia de palomillas esfíngidas que son sus principales polinizadores (Clark-Tapia y Molina-Freaner 2005). En otros casos, sin embargo, las cactáceas pueden tener un abanico de opciones que aseguran la polinización cuando el polinizador principal está ausente o en baja disponibilidad, como se demostró (Valiente-Banuet *et al.* 1996) para *Marginatocereus marginatus* (Dar *et al.* 2006). En un grupo de especies de *Agave* se ha encontrado que estas muestran periodos desfasados de floración, con lo que se minimiza la competencia por polinizadores (Rocha *et al.* 2005). Las flores de los nopales (género *Opuntia*) y de los agaves proveen recursos alimenticios para especies de abejas y palomillas, y los frutos sirven de alimento a una amplia variedad de aves y mamíferos frugívoros dispersores de semillas (Silva-Montellano y Eguiarte 2003; Reyes-Agüero *et al.* 2006). Estudios en Tehuacán, Puebla, muestran la gran importancia de los animales frugívoros (aves y murciélagos) como agentes de dispersión de semillas de varias especies de cactáceas, ya que depositan las semillas bajo la cobertura de los arbustos nodriza (*e.g.* Godínez-Álvarez *et al.* 2002) y de esta manera la relación biológica entre las plantas suculentas, los arbustos nodrizas y los animales polinizadores y frugívoros permite en gran medida el mantenimiento de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas áridos de México.

13.3.2 Grupos funcionales en bosques tropicales

Selvas estacionalmente secas

En ambientes tropicales de México, en regiones donde la lluvia tiene una marcada estacionalidad, con una época severa de sequía (precipitación mensual menor a 60 mm durante 4 a 6 meses del año) y la precipitación anual por año no pasa de 1 400 mm, se desarrollan bosques con plantas que enfrentan la sequía desprendiéndose completamente de sus hojas (Martínez-Yrízar y Sarukhán 1990; García-Oliva *et al.* 1991). Estos bosques son conocidos como selvas bajas caducifolias (*sensu* Miranda y Hernández-Xolocotzi 1963), bosques tropicales caducifolios (*sensu* Rzedowski 1978) o simplemente selvas secas.

La cobertura potencial histórica de la selva seca en el

territorio del país fue de 14% (Rzedowski 1978; Trejo y Dirzo 2002). Este ecosistema es sumamente importante por sus altos niveles de diversidad vegetal (Trejo y Dirzo 2002) y animal, ya que contiene entre 23 y 42% de los diferentes grupos de vertebrados terrestres en México (Ceballos y García 1995).

En las selvas secas dominan las fanerofitas, incluyendo árboles que no superan los 12 m de altura y formas arbustivas que dominan el sotobosque. Las plantas suculentas (sobre todo cactáceas) y las especies de lianas constituyen también una parte importante de la estructura de la selva seca (Gentry 1995). Los grupos de especies de arbustos y, sobre todo, de árboles aportan la mayor parte (92 a 94%) de la biomasa vegetal por arriba del suelo (69.7 a 318.8 toneladas por hectárea) y el resto lo aporta el grupo de lianas (6 a 8%, Jaramillo *et al.* 2003). Dada la extensión de la selva seca en México, estos grupos afectan de manera muy importante la función de almacenamiento de carbono de nuestro país. Se ha estimado que este acervo es de alrededor de 2 300 millones de toneladas de carbono (Jaramillo *et al.* 2003). Con las quemas asociadas a la deforestación y al cambio de uso de suelo, este acervo crítico se está reduciendo, liberando grandes cantidades de CO_2 a la atmósfera. Se estima que tan solo en el año de 1997 se liberaron 21 millones de toneladas de carbono producto de las quemas de selvas secas en México (Masera *et al.* 1997).

Un atributo funcional común a los diferentes grupos de plantas de las selvas secas es el comportamiento de tirar las hojas durante la larga época de sequía. Con esta conducta estas plantas evitan la pérdida de agua por transpiración. Existe un grupo muy reducido de especies heliófilas que no tiran las hojas en la época de sequía, como los arbustos *Jacquinia pungens* (que tira las hojas en la época de lluvias; Janzen 1970b) y *Coccoloba liebmannii*, las cuales son comunes en sitios perturbados. Con las primeras lluvias en el verano, la comunidad de plantas produce rápidamente hojas que funcionan ganando carbono durante un lapso menor a seis meses (Bullock y Solís-Magallanes 1990; Maass *et al.* 1995). La producción de hojas y ramas por unidad de superficie aumenta con la cantidad de lluvia que cae por año (Martínez-Yrízar y Sarukhán 1990) y la cantidad de agua disponible en el suelo parece ser un determinante de la riqueza de especies de árboles y de lianas que pueden encontrarse en una selva seca (Trejo y Dirzo 2002).

Además del hábito caducifolio, la disponibilidad estacional del recurso agua ha moldeado de manera importante otros atributos funcionales de las plantas en las selvas secas (Murphy y Lugo 1986; Mooney *et al.* 1995). En Chamela, Jalisco, por ejemplo, varias especies arbóreas florecen hacia el final de la época de sequía (inicio del periodo de lluvia), entre junio y julio (Bullock y Solís-Magallanes 1990), quizá para maximizar la función de los polinizadores nectarívoros. Tal comportamiento sincrónico sugiere que estas plantas poseen mecanismos que les permiten almacenar los recursos y la energía obtenidos durante las épocas de lluvia de años anteriores (Bullock y Solís-Magallanes 1990). Así, la exclusión experimental de los insectos herbívoros que consumen las hojas del árbol *Ipomea wolcottiana* durante la época de lluvias aumentó en casi dos veces la producción de flores de este árbol durante la subsiguiente época de sequía, así como también el tamaño de las semillas (Parra-Tabla y Bullock 1998). En otras selvas secas de México y de Centroamérica se presenta otro grupo de especies de plantas leñosas que florecen en el periodo de sequía (Borchert *et al.* 2004), lo cual necesariamente indica este principio de almacenamiento de energía y recursos.

Con la llegada de la sequía, los diferentes grupos de plantas aportan grandes cantidades de necromasa que cae al piso del bosque en forma de hojas, tallos y ramas secas (material colectivamente llamado hojarasca). En Chamela se ha encontrado una producción de entre 43 y 56 toneladas de hojarasca por hectárea (Jaramillo *et al.* 2003) y entre 62 y 71% de esta producción cae durante la época de sequía (Martínez-Yrízar y Sarukhán 1990). Además, en un año dado, entre 12 y 18% de los árboles del bosque se encuentran muertos en pie (Jaramillo *et al.* 2003).

Varios grupos funcionales de animales saprófagos (incluyendo termitas, escarabajos, invertebrados del suelo) y organismos saprófitos (bacterias y hongos) afectan el ciclo de carbono y los nutrientes en el ecosistema de selva seca degradando la necromasa según el ritmo estacional de la lluvia (García-Oliva *et al.* 2003). Al inicio de la estación de lluvias, la actividad de degradación se acelera, favorecida por la acumulación de hojarasca y el cambio químico que esta materia sufre durante la época de sequía (por ejemplo, aumenta la concentración de celulosa), lo cual libera rápidamente nutrientes importantes para el crecimiento vegetal y animal. Como producto del crecimiento y de la actividad vegetal durante la época de lluvias, se reduce la cantidad de nutrientes y de carbono en el suelo, lo que conduce a una reducción en la abundancia y la actividad de los microorganismos saprófitos y a una disminución en las tasas de descomposición de la materia orgánica del suelo (García-Oliva *et al.* 2003). En Chamela se ha encontrado que la composición de espe-

cies del grupo de bacterias saprófitas del suelo es muy heterogénea espacialmente, ya que varía de manera notable en una escala de unos cuantos metros (Noguez *et al.* 2005). Finalmente, para la selva seca de Chamela se sabe que la infección de hongos micorrizógenos varía en intensidad con la estacionalidad de la lluvia, siendo mayor cuando las plantas están más activas en la época de lluvias, aunque el arbusto *Jacquinia pungens* tuvo su mayor infección de micorrizas en la época de sequía, cuando tiene hojas (Allen *et al.* 1998).

Diferentes grupos funcionales de animales responden de manera acoplada a la variación estacional de la lluvia y la vegetación. En Yucatán, por ejemplo, un grupo de especies de hormigas depende de manera crítica para su alimentación del néctar floral producido por las plantas que florecen durante la época de sequía (Rico-Gray 1989). A su vez, muchas especies de plantas dependen de la función de polinización de este grupo de nectarívoros, como ocurre con la orquídea *Schomburgkia tibicinis* (Rico-Gray y Thien 1989). Las hormigas *Camponotus planatus* cambian su dieta de néctar por una de insectos al llegar la época de lluvias, que es más rica en recursos alimenticios (Rico-Gray y Sternberg 1991), alterando su función de ser un posible polinizador a un depredador. En la selva seca de Chamela, los anuros (ranas y sapos) disminuyen notablemente en abundancia y diversidad durante la época de sequía debido a que muchas especies entran en estivación (recuadro 13.2). En contraste, los reptiles (lagartijas y serpientes) continúan activos durante la sequía (Ireri Suazo, com. pers.). Así, los reptiles forman un grupo de depredadores que actúa todo el año, mientras que los anuros constituyen un grupo de depredadores que actúa de manera intermitente, con mayor intensidad en la época de lluvias.

La disponibilidad de alimento para los herbívoros fluctúa estacionalmente pero la intensidad de la escasez de alimento durante el periodo de sequía puede depender de la ocurrencia de fenómenos climáticos globales como la Oscilación Térmica del Sur, El Niño, como ocurre para el venado cola blanca, *Odocoileus virginianus* (Mandujano 2006). Los mamíferos depredadores pueden cambiar sus preferencias alimenticias dependiendo de la disponibilidad estacional de recursos alimenticios. Así, en Chamela se ha registrado que los coyotes depredan principalmente ratones (por ejemplo, *Sigmodon mascotensis*) durante la época de sequía, cuando estos pequeños roedores son más abundantes, y depredan venados, insectos y frutos durante la época de lluvias, cuando los venados tienen a sus crías y los insectos y frutos abundan (Hidalgo-Mihart *et al.* 2001). Estas conductas cambiantes en función de la estacionalidad de la lluvia son determinantes en el papel de los depredadores como reguladores de las poblaciones y comunidades de los animales presas.

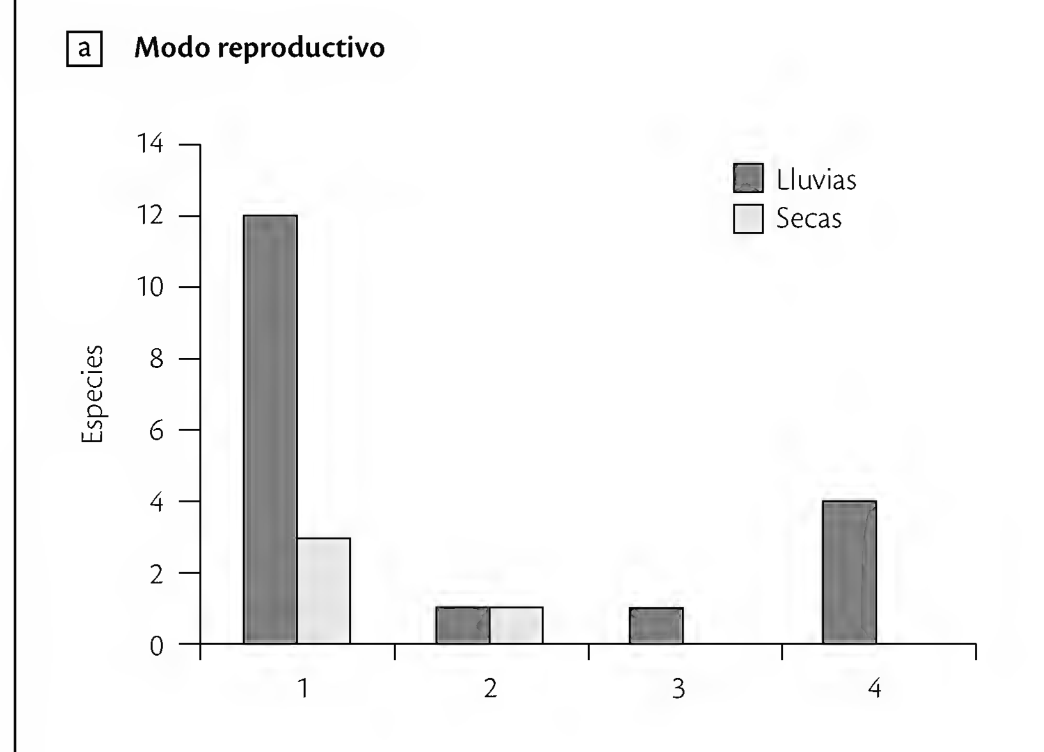
En México (y en el mundo) se desconoce la existencia de grupos funcionales relacionados con las respuestas de las plantas de las selvas secas a las perturbaciones naturales y de origen humano. Bajo condiciones experimentales de invernadero, en Chamela se encontró que las especies arbóreas que habitan sitios perturbados producen semillas más pequeñas y plántulas que tienen mayor habilidad para capturar y usar fósforo del suelo que las especies que habitan en sitios de selva no perturbados (Huante *et al.* 1995b). En otro estudio experimental se encontró un amplio gradiente de variación en la velocidad de crecimiento de plántulas entre 37 especies arbóreas de Chamela (Huante *et al.* 1995a). En un extremo se encontraron especies con crecimiento muy rápido, como *Mimosa tenuiflora* (Mimosaceae), *Lagrezia monosperma* (Amaranthaceae) y *Tabebuia donnell-smithii* (Bignoniaceae). Las plántulas de este grupo de especies asignaron más biomasa a la formación de raíces cuando los nutrientes fueron escasos, mostraron una plasticidad amplia en respuesta a cambios en la disponibilidad de nutrientes, tuvieron una asociación débil o nula con micorrizas y demandaron altos niveles de luz y fósforo para crecer. En el otro extremo se encontraron especies con plántulas que tuvieron bajas tasas de crecimiento independientemente de la cantidad de nutrientes disponibles; entre éstas se encontraron *Trichilia trifolia* (Meliaceae), *Celaenodendron mexicanum* (Euphorbiaceae) *y Thevetia ovata* (Apocynaceae). Estas plántulas mostraron una inversión elevada de biomasa en raíces (aun cuando la disponibilidad de nutrientes fuese elevada), una plasticidad reducida en respuesta a cambios en la cantidad de los nutrientes disponibles y una tolerancia elevada a condiciones de sombra (Rincón y Huante 1993; Huante *et al.* 1995a). No se sabe con certeza si estos dos grupos funcionales extremos tienen un papel diferencial en los procesos de regeneración natural de la selva seca. En un estudio realizado en selvas secas secundarias de la Península de Yucatán, sin embargo, se encontró evidencia de que las especies arbóreas que son fuertes demandantes de luz y de fósforo son buenas colonizadoras de ambientes perturbados por actividades agrícolas (Ceccon *et al.* 2003).

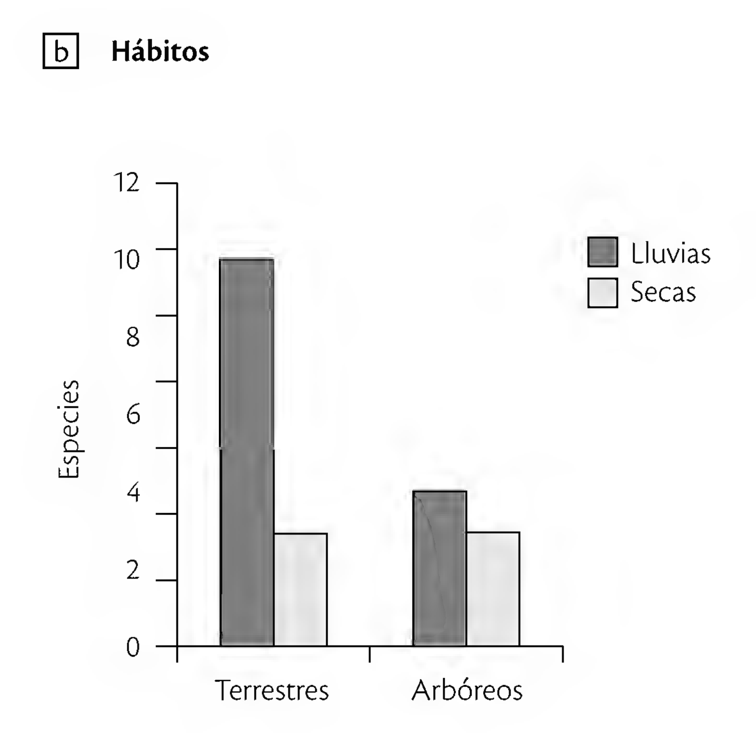
En las selvas secas es el agua y no la luz el recurso más limitante para el crecimiento de las plantas. Existe evidencia de la existencia de grupos de especies arbóreas

Recuadro 13.2 Patrones estacionales de anfibios en selvas estacionalmente secas

Ireri Suazo Ortuño

En las selvas bajas caducifolias, la estacionalidad climática ha moldeado la historia de vida de diferentes grupos de vertebrados depredadores. Por ejemplo, en los depredadores ectotermos (de "sangre fría") como los anfibios, la puesta de una sola nidada es característica en estos ecosistemas estacionales. La actividad reproductiva de los anuros se encuentra estrechamente asociada con la temporada de lluvias, en gran medida debido a la rareza o inexistencia de sitios de oviposición durante la época de sequía. Generalmente, los anfibios evaden la sequía mediante la hibernación o estivación de los adultos. Mecanismos como la reproducción sincrónica, el desarrollo rápido de larvas y las adaptaciones que permiten conservar los fluidos del cuerpo son frecuentes en los anuros tropicales que viven bajo una fuerte estacionalidad climática. En la selva seca de Chamela, Jalisco, durante la época de estiaje desaparecen las especies de anfibios que depositan sus huevos sobre sitios húmedos del suelo y que tienen un desarrollo embrionario directo (Fig. 1a). Durante la sequía ocurre una drástica disminución de especies con hábito terrestre, mientras que aquellas con hábito arbóreo son más constantes a lo largo del año (Fig. 1b). Además, las especies con tamaños corporales pequeños tienden a desaparecer durante la sequía (Fig. 1c), por lo que predominan en esa época las especies de anuros grandes (género *Buffo*). Las especies de tamaño pequeño tienen una superficie de transpiración relativamente mayor en relación con su peso que las especies de tamaño grande, lo cual puede resultar fatal si se exponen a periodos prolongados de sequía.





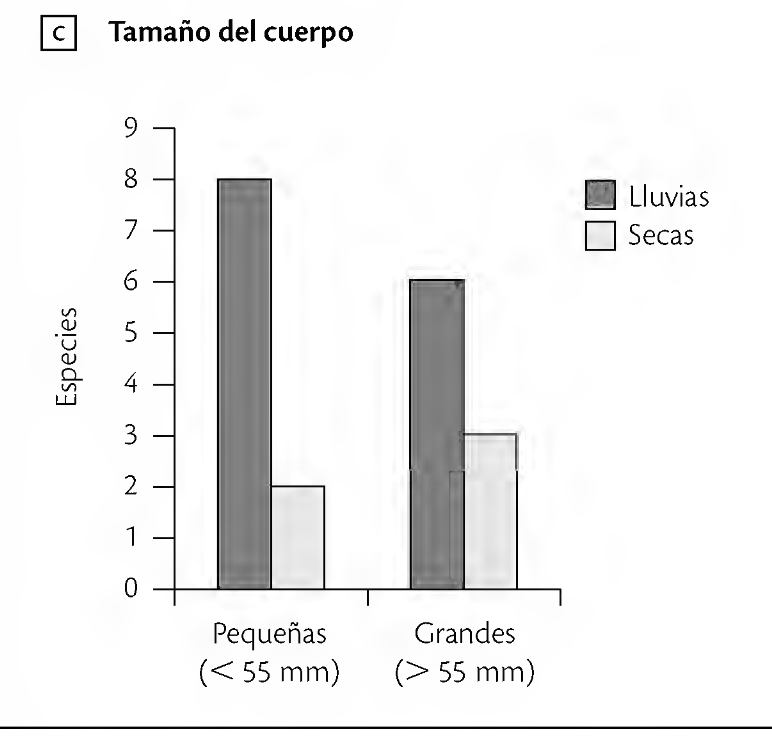


Figura 1 Grupos funcionales de especies de anfibios en Chamela, Jalisco, durante la temporada de lluvias y secas. ***(a)*** Modos reproductivos: *1*] cigotos puestos directamente en los cuerpos de agua, con larvas de vida acuática de nado libre; 2] cigotos depositados sobre el agua, suspendidos en la vegetación que rodea los cuerpos de agua, y larva acuática de nado libre; 3] cigotos depositados en nidos de espuma en el agua o cerca del agua, con larva de nado libre, y *4*] cigotos depositados en el suelo húmedo, con desarrollo embrionario directo; ***(b)*** hábitos, y ***(c)*** tamaño del cuerpo.

que responden de manera diferencial a los gradientes de disponibilidad de agua en el suelo. En Chamela se encontró un grupo de especies que tienen su mayor abundancia y biomasa en los sitios con menor disponibilidad de agua en el suelo (crestas de los lomeríos). Este grupo de especies *tolerantes a la sequía* fue reemplazado por otro grupo de especies *demandantes de agua* en los sitios con mayor disponibilidad de agua (zonas aluviales), donde estas últimas tuvieron su mayor abundancia y biomasa (Balvanera y Aguirre 2006). Un estudio experimental realizado con 12 especies arbóreas de Chamela encontró que las plántulas de las especies de hábitats más secos producen plántulas que se caracterizan porque invierten más biomasa en la formación de raíces, tienen menor área foliar por gramo, producen raíces más gruesas y tienen menor plasticidad fenotípica que las plántulas de las especies de hábitats más húmedos (Pineda 2007). La sustitución de grupos funcionales a lo largo de gradientes ambientales contribuye al elevado recambio espacial de especies, que es una característica estructural de las selvas secas de México (Trejo y Dirzo 2002; Balvanera y Aguirre 2006).

La formación de rebrotes es un mecanismo de regeneración importante de muchas especies leñosas de la selva seca, tanto en campos agrícolas recién abandonados (Miller y Kauffman 1998a, 1998b) como en selvas secundarias y maduras (Rico-Gray y García-Franco 1992; Ceccon *et al.* 2002). El rebrote es una respuesta funcional a eventos de sequía o a disturbios como el fuego y el ramoneo (Miller 1999a). La propiedad de rebrotar debe ser estudiada a profundidad ya que puede tener mucha utilidad en acciones de restauración, reforestación o aprovechamiento de productos forestales no maderables (Viera y Scariot 2006). Estudios en marcha en Chamela han encontrado que en los sitios perturbados por actividades pecuarias (praderas ganaderas abandonadas) la abundancia y diversidad de murciélagos dispersores de semillas es muy baja (Katheryn Stoner, com. pers.). En tales situaciones, se puede esperar que la regeneración por rebrote tenga un papel importante en el proceso de sucesión ecológica de la selva seca, como ya se encontró en milpas abandonadas de Yucatán (Illsley-Granich 1984).

El banco de semillas parece ser un atributo regenerativo (y una respuesta funcional a los eventos de disturbio) más importante para el grupo de plantas herbáceas que para el de plantas leñosas. En una selva no perturbada de Chamela, la proporción de semillas viables de árboles en el suelo fue de tan solo 2%, el de lianas fue de 10%, el de arbustos 12% y el de plantas herbáceas 66% (Miller 1999b). En Chamela y en Tixcacaltuyub, Yucatán, cuando la selva es talada y quemada para establecer praderas ganaderas, las semillas de árboles desaparecen y el banco de semillas se compone casi exclusivamente de plantas herbáceas exóticas (Rico-Gray y García-Franco 1992; Miller 1999b). Después de tres años de sucesión, diferentes grupos de árboles y arbustos se establecen en las praderas abandonadas (Magaña-Rodríguez 2005), lo que muestra que la dispersión de semillas y los rebrotes desempeñan un papel importante para la regeneración de estos grupos de plantas leñosas en los campos agropecuarios abandonados. En particular, un grupo de arbustos leguminosos (principalmente de los géneros *Mimosa* y *Acacia*), que se asocian a las bacterias fijadoras de nitrógeno, son importantes como especies pioneras en la sucesión ecológica de los campos agropecuarios abandonados (Miller y Kauffman 1998a, 1998b). Aunque se piensa que estos arbustos disminuyen la velocidad de la sucesión en estos campos (Burgos y Maass 2004), estudios recientes han encontrado varias evidencias que indican que estas especies colonizadoras son, por el contrario, facilitadoras de la sucesión (Chazdon *et al.* 2008a). Por ejemplo, bajo la cobertura de estos arbustos se desarrolla una abundante y diversa comunidad de especies arbóreas del bosque maduro, las cuales con el tiempo reemplazan a las especies de *Mimosa* y *Acacia* (Romero-Duque *et al.* 2007). Queda por averiguar los mecanismos que determinan esta sustitución de especies.

Selvas húmedas

En las regiones tropicales donde el agua de lluvia es abundante a lo largo del año (precipitación promedio anual mayor a los 2 000 mm) y las temperaturas son cálidas (promedio de temperatura mensual anual mayor a 21 °C), las plantas conservan follaje verde de manera permanente. Las angiospermas arbóreas (y las fanerofitas en general) constituyen la estructura vegetal principal de los bosques tropicales perennifolios de tierras bajas (*sensu* Rzedowski 1978), de las selvas altas perennifolias (*sensu* Miranda y Hernández-Xolocotzi 1963) o simplemente de las selvas húmedas. Comparando una misma unidad de terreno, estos bosques representan los ecosistemas terrestres más ricos en especies de plantas y animales en el país y en el mundo (Martínez-Ramos 1994). Históricamente, las selvas húmedas cubrieron más de 15% del territorio del país (Rzedowski 1978). El conocimiento que se tiene sobre la ecología de diferentes grupos funcionales de selvas húmedas de México es amplio y profundo,

en gran medida gracias a los estudios realizados en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, y en la región de la Selva Lacandona, Chiapas (González-Soriano *et al.* 1997; Martínez-Ramos 2006).

Las selvas húmedas se caracterizan por una elevada variedad de palmas y árboles que maduran a diferentes alturas, los más grandes superan los 30 m. Sobre estos árboles se desarrolla una rica diversidad de plantas trepadoras (herbáceas y leñosas, estas últimas conocidas como lianas o bejucos), epífitas (helechos, bromelias y orquídeas), musgos y líquenes. La superposición de hojas, ramas y tallos de estas formas vegetales forma un dosel cerrado que limita y filtra la energía solar hacia el interior del bosque. A nivel del suelo llega menos de 5% de la cantidad de luz que incide sobre la parte superior del dosel forestal, lo que limita fuertemente el crecimiento de la vegetación cerca del piso del bosque (Martínez-Ramos 1985). En las selvas húmedas, la baja disponibilidad del recurso lumínico, y no la del recurso agua, es el factor más importante en la evolución de los atributos funcionales de las plantas y, con ello, los de la comunidad animal y del ecosistema como un todo.

A lo largo del gradiente vertical de luz podemos encontrar grupos de plantas que completan su ciclo de vida en diferentes zonas lumínicas. Cerca del suelo se desenvuelven plantas herbáceas y algunas especies de arbustos, palmas y árboles de talla pequeña (menores a 15 m de altura) que completan todo su ciclo de vida bajo condiciones de sombra. Estas plantas conforman el grupo llamado *plantas del sotobosque* o *tolerantes a la sombra* (Martínez-Ramos 1985) y se caracterizan por poseer tasas lentas de respiración y ganancias positivas de carbono bajo niveles reducidos de disponibilidad de energía lumínica (Bazzaz y Pickett 1980). En general, las hojas de las plantas tolerantes a la sombra tienden a ser delgadas (Wright *et al.* 2007), es decir, poseen valores altos de área foliar específica (relación entre área y peso foliar), lo que facilita la llegada de luz al parénquima fotosintético. A su vez, la mayoría de los árboles del sotobosque despliegan copas que son amplias en relación con su altura, lo cual favorece la intercepción de luz y en consecuencia a su vigor. Por ejemplo, en la selva de Los Tuxtlas se encontró que la sobrevivencia o crecimiento en altura de los ejemplares jóvenes de los árboles tolerantes a la sombra *Trophis mexicana* y *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Moraceae) aumenta con la amplitud de la copa (Sterck *et al.* 2003).

En el otro extremo se encuentran árboles, lianas y plantas epífitas (orquídeas, bromelias y aráceas) cuyo follaje se expone en la parte más alta del bosque a la radiación solar directa. Estas plantas conforman el grupo de plantas del dosel. Sus tasas respiratorias y de fotosíntesis son, en promedio, entre dos y tres veces mayores que aquellas presentes en las plantas del sotobosque (Bazzaz y Pickett 1980). Las hojas de las plantas del dosel tienden a ser gruesas (Wright *et al.* 2007), lo que permite que la luz interceptada pase a través de varias capas de parénquima fotosintético y se reduzca el área de transpiración. Las plantas epífitas (orquídeas y bromelias) que exponen sus tejidos a la luz solar directa durante prolongados periodos del día viven en un ambiente de relativa aridez. Al igual que las especies de cactáceas de las regiones áridas (véase apartado anterior), estas epífitas poseen la función fotosintética tipo CAM que permite capturar carbono durante la noche y cerrar los estomas durante el día, evitando pérdidas fuertes de agua por transpiración (Fu y Hew 1982). Aun árboles epífitos como los del género *Clusia* (Tinoco Ojanguren y Vázquez-Yanes 1983; Ting *et al.* 1985; Franco *et al.* 1994) tienen un funcionamiento CAM.

Los diferentes grupos de plantas, que contrastan en sus formas de crecimiento y en sus atributos de historias de vida, desempeñan papeles diferentes en la estructura y el funcionamiento de la selva húmeda. Las epífitas, las cuales llegan a constituir hasta un tercio de las especies y la mitad del total de plantas vasculares de una selva húmeda (Gentry y Dodson 1987), proveen recursos importantes (sitios de protección, de anidamiento y fuentes de alimentación) a animales herbívoros y carnívoros (insectos y algunas especies de vertebrados), y con ello afectan la estructura de estas comunidades bióticas. Por ejemplo, en una plantación de café de Coatepec, Veracruz, se encontró que la remoción de epífitas diminuyó la abundancia y diversidad de especies de aves (Cruz-Angón y Greenberg 2005). Las lianas forman un grupo abundante y diverso de plantas en las selvas húmedas de México (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos 2002); es el tercer grupo, después de los árboles y las epífitas, con el mayor número de especies en las selvas húmedas y diferentes linajes taxonómicos han adoptado esta forma de crecimiento, destacándose aquellos de las familias Vitaceae, Hippocrateaceae, Bignoniaceae, Leguminosae, Acanthaceae (Putz 1984; Gentry y Dodson 1987). Aunque es un grupo funcional que se caracteriza básicamente por depender de otras plantas para su sostén mecánico, exhiben gran diversidad en otros atributos funcionales. Por ejemplo, existen cuatro tipos generales de lianas de acuerdo con las estructuras morfológicas (zarcillos, espinas, ramas o tallos flexibles que se enredan) que usan

para trepar (Putz 1984; Pérez-Salicrup *et al.* 2001). Además, aunque una elevada proporción de las especies de lianas producen semillas que se dispersan con el viento (más de 42% de las especies), mecanismo que es compartido con varias especies arbóreas del dosel alto que exponen sus frutos al viento, existe un grupo de lianas que producen semillas que son dispersadas por animales frugívoros (Ibarra-Manríquez *et al.* 1991).

Las lianas afectan el desempeño de las especies arbóreas y por lo tanto la estructura general del bosque. Algunos estudios han mostrado que la sombra producida por el espeso follaje de las lianas reduce el crecimiento de las plántulas de los árboles (Pérez-Salicrup 2001). También se ha encontrado que las lianas reducen la disponibilidad de agua para los árboles adultos (Pérez-Salicrup 2001). Además, estas crecen agregadas sobre algunos árboles y pueden alcanzar varias centenas de metros de longitud, entrelazando varios árboles; esta red de lianas provoca un mayor riesgo de caída para aquellos árboles que las cargan, y a su vez que cuando un árbol cae otros sean arrastrados, lo que ocasiona grandes claros en el dosel forestal (Pérez-Salicrup *et al.* 2001). Estos claros grandes tienen un papel muy importante en la dinámica de regeneración de las selvas húmedas (véase más adelante). Por otro lado, se ha encontrado que las lianas aportan más recursos a la fauna que se alimenta de néctar que otras formas de vida vegetal de la selva húmeda (Schuppe y Feener 1991).

Otro grupo funcional importante es el de las palmas. Algunas al madurar pueden alcanzar menos de un metro de altura, pero otras se desarrollan hasta el dosel superior de la selva. Ciertas especies de palmas del sotobosque pueden alcanzar densidades poblacionales muy elevadas (Piñero *et al.* 1984) y con ello interferir en la disponibilidad de recursos importantes para el desarrollo de las plantas con otras formas de crecimiento (Álvarez-Sánchez y Guevara 1999). Por ejemplo, en Los Tuxtlas, Veracruz, las copas de la palma *Astrocaryum mexicanum* interceptan una gran cantidad de hojarasca que cae del dosel forestal, entre 4.4 y 27.1 toneladas por hectárea al año, que es una cantidad equivalente a 0.5 a 2.4 veces la producción anual de hojarasca estimada para esta selva; ello afecta los flujos de nutrientes de todo el ecosistema (Álvarez-Sánchez y Guevara 1999). La densidad de copas de las poblaciones de *A. mexicanum* es elevada y tiende a formar un estrato bien definido entre 3 y 8 m sobre el nivel del suelo (Popma y Bongers 1988); este estrato puede interferir la luz para las semillas que caen del dosel, lo que afecta el reclutamiento de plántulas de especies arbóreas (Dyer 1990). Se ha encontrado una relación negativa entre la densidad de individuos jóvenes de especies arbóreas y la de palmas de *A. mexicanum*, lo cual sugiere un efecto inhibitorio de las palmas sobre la regeneración de la comunidad de árboles (Piñero *et al.* 1986). En los claros naturales de la selva, la densidad de árboles demandantes de luz y de rápido crecimiento es significativamente menor en los sitios con más palmas (Martínez-Ramos, datos no publicados). Por otro lado, las palmas producen frutos o semillas que son alimento para una amplia variedad de animales invertebrados y vertebrados (frugívoros y granívoros), de modo que se les ha llegado a considerar como un recurso clave para la vida animal en las selvas húmedas (Terborgh 1986). Así, las palmas representan un grupo funcional con efectos muy importantes para la estructura, funcionamiento y flujos energéticos de las selvas húmedas de México, donde especies de los géneros *Astrocaryum*, *Acrocomia, Chamaedorea*, *Bactris* y *Scheelea*, entre otros, son abundantes. Por otro lado, muchas especies de palmas del sotobosque tienen un valor comercial importante debido a su gran belleza ornamental. Este es el caso particular de las pequeñas palmas del género *Chamaedorea*, conocidas en México como palmas xate o camedor, de las cuales existen más de 40 especies en las regiones tropicales de México (Hodel 1992).

El grupo de plantas herbáceas del sotobosque es el componente menos diverso de las selvas húmedas de México y está dominado por especies de varias familias, entre las que destacan Araceae, Zingiberaceae, Marantaceae, Musaceae y Acanthaceae (Calvo-Irabién 1997; Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). Dentro de este grupo pueden diferenciarse subgrupos que difieren en su afinidad con diferentes hábitats que son resultado de la dinámica de formación de claros (Dirzo *et al.* 1992). Las especies herbáceas producen flores y estructuras reproductivas que mantienen a una comunidad importante de herbívoros vertebrados e invertebrados florívoros, polinizadores y dispersores de semillas. Por ejemplo, en la selva de Los Tuxtlas, las flores de la planta herbácea *Aphelandra aurantiaca* (Acanthaceae) mantienen a una variada comunidad de insectos (coleópteros, dípteros y hormigas) que consumen más de 40% de las flores y hasta 80% de los frutos producidos por planta (Calvo-Irabién e Islas-Luna 1999). En la misma selva, la herbácea *Calathea ovadensis* (Marantaceae) mantiene una estrecha relación mutualista con hormigas que dispersan sus semillas (Horvitz y Beattie 1980; Horvitz y Schemske 1986) y favorecen el reclutamiento de sus plántulas (Horvitz y Schemske

1994). Las herbáceas del sotobosque como un todo pueden afectar a la comunidad de especies de formas arbóreas. En Los Tuxtlas se llevó a cabo un experimento: bajo la cobertura de estas plantas las semillas son menos aparentes para los animales granívoros, lo que favorece el reclutamiento y el mantenimiento de la diversidad de especies en la comunidad de plántulas de especies arbóreas (Martínez-Ramos 1991).

Los árboles son el principal sostén funcional y estructural de todo el ecosistema. Aportan una gran cantidad y variedad de recursos alimenticios en la forma de estructuras florales, frutos, follaje, cortezas, raíces, renuevos y gomas que son consumidos por una amplia variedad de microorganismos y animales invertebrados y vertebrados. Este gran grupo funcional determina a una comunidad biótica muy dinámica, afectada por la actividad de diferentes agentes de perturbación natural. De manera recurrente, la acción de lluvias, vientos, huracanes, descargas eléctricas, deslaves y el ataque de animales y enfermedades (que debilitan las raíces y troncos) provocan la caída de ramas y árboles que abren claros en el dosel del bosque. En los claros aumenta la energía solar, lo que acelera el crecimiento de las plantas (Martínez-Ramos 1985). Diferentes grupos de especies de árboles responden de manera distinta a esta dinámica natural de disturbio (Denslow 1987).

Por un lado, existe un grupo de árboles cuyo ciclo de vida se encuentra completamente acoplado a la ocurrencia de claros en el dosel forestal. Estas especies solo pueden establecerse, desarrollarse y reproducirse en los claros, y mueren bajo la sombra. A este grupo se le conoce como el de árboles pioneros, que se caracterizan por tener semillas ortodoxas (capaces de mantenerse vivas aun perdiendo la humedad; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993), una rápida maduración y copiosa producción de semillas pequeñas (< 0.1 cm de largo). Una amplia diseminación de las semillas permite a las especies pioneras la colonización de claros nuevos (Martínez-Ramos *et al.* 1989). Las semillas tienen la capacidad de permanecer latentes en el suelo formando un banco (Quintana-Ascencio *et al.* 1996). Este banco de semillas se recambia de manera dinámica ya que sufre fuertes pérdidas por depredación, pero se renueva con una cantidad abundante de semillas nuevas que llegan por dispersión (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990). Aves, murciélagos y otros mamíferos son importantes dispersores de las semillas de las especies de árboles pioneros (Estrada *et al.* 1984; Medellín y Gaona 1999), aunque algunas dispersan sus semillas gracias al viento (Martínez-Ramos 1985; Ibarra-Manríquez *et al.* 1991). Las plántulas inician su desarrollo por medio de cotiledones (estructuras de la semilla) que funcionan como órganos fotosintéticos (Ibarra-Manríquez *et al.* 2001), produciendo raíces con una amplia superficie de captura de agua y nutrientes del suelo por unidad de tejido foliar (Ricaño-Rocha 2007) y manteniendo un área foliar grande en relación con su biomasa total (Popma y Bongers 1988). Los árboles juveniles de diferentes especies pioneras pueden obtener una misma área foliar mediante diferentes arreglos del número y tamaño de las hojas; orientan sus copas de manera tal que maximizan la captura de luz difusa y no la luz directa de los claros (Ackerly y Bazzaz 1995), tal vez evitando con ello una excesiva evapotranspiración.

Por medio de tasas de fotosíntesis muy rápidas, en promedio seis veces mayores que aquellas de las plantas del sotobosque y más de dos veces las de los árboles del dosel de crecimiento lento (Bazzaz y Pickett 1980), las especies pioneras crecen aceleradamente, algunas con velocidades de 3 m de altura por año, alcanzando 30 m en menos de 10 años (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992). El elevado gasto energético empleado en crecer y reproducirse reduce la energía dedicada al mantenimiento de los tejidos y a la defensa contra enemigos naturales. Por ello, las especies pioneras sufren grados elevados de herbivoría y mortalidad; como resultado, la longevidad es corta, de modo que contadas especies sobrepasan los 50 años (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1998). En las selvas húmedas cerca de 15% de las especies arbóreas son pioneras y provienen de familias taxonómicas poco emparentadas, como Cecropiaceae, Leguminosae, Melastomataceae, Malvaceae, Piperaceae, Tiliaceae y Ulmaceae (Martínez-Ramos 1985).

Con el tiempo, los árboles pioneros son sustituidos en los claros por un grupo diverso de especies arbóreas que se desarrollan bajo la sombra de las especies colonizadoras; son denominadas especies persistentes o no pioneras. Estas producen semillas grandes (> 0.5 cm de largo) que son recalcitrantes, es decir, semillas que requieren mantener niveles altos de agua para conservarse vivas (Martínez-Ramos *et al.* 1989; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993). El tamaño grande de estas semillas limita la distancia a la que pueden dispersarse. La dispersión de las semillas, sin embargo, es crucial para la supervivencia de los árboles persistentes, ya que diferentes grupos de depredadores (incluyendo patógenos, así como animales invertebrados y vertebrados) actúan con mayor intensidad bajo la copa de la planta madre, donde cae la mayor parte de las semillas producidas (Dirzo y Domínguez

1986). En las selvas húmedas de México, la mayoría de las especies persistentes producen frutos carnosos (Ibarra-Manríquez *et al.* 1991, 1997) que son consumidos por diferentes grupos de mamíferos frugívoros (por ejemplo, monos y murciélagos) y de aves frugívoras. Estos animales dispersan las semillas de muchas especies persistentes (Estrada y Coates-Estrada 1984, 1986a, 1991; Coates-Estrada y Estrada 1988). En el suelo, otros grupos de animales pueden dispersar secundariamente estas semillas, favoreciendo con ello el surgimiento de las plántulas, como es el caso de los escarabajos peloteros (Estrada y Coates-Estrada 1991; Avendaño-Mendoza *et al.* 2005) y algunos roedores (Jansen *et al.* 2004).

Las especies persistentes invierten más energía en el mantenimiento y la defensa de los tejidos vegetativos que en el crecimiento y la reproducción (Dirzo 1984). Por ello presentan, en promedio, menores daños por herbívoros y patógenos que los árboles pioneros (De la Cruz y Dirzo 1987; García-Guzmán y Dirzo 2001). Dado que las hojas jóvenes de los árboles no pioneros poseen menor concentración de compuestos secundarios y menor nivel de lignina, los herbívoros tienden a consumir hojas jóvenes más que maduras, como se ha documentado para los monos aulladores (*Alouatta palliata*) y las hormigas arrieras (*Atta cephalotes*) en la selva de Los Tuxtlas (Estrada y Coates-Estrada 1986b).

La mayoría de las especies persistentes producen plántulas con cotiledones que funcionan como órganos para almacenar recursos maternos (carbohidratos, lípidos, nutrientes) y que usan como fuente de alimento durante sus etapas iniciales de vida (Paz *et al.* 1999, 2005; Ibarra-Manríquez *et al.* 2001; Paz y Martínez-Ramos 2003; Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2004). Bajo la sombra estas plántulas se mantienen empleando de manera muy eficiente la escasa energía lumínica (Popma y Bongers 1988) y formando una superficie total de raíces que es relativamente reducida en comparación con su área foliar total (lo que sugiere que estas plántulas buscan más los recursos lumínicos que los nutrientes o el agua del suelo; Ricaño-Rocha 2007).

Muchas especies persistentes, sobre todo aquellas que alcanzan el dosel más alto del bosque, se agrupan en poblaciones de plántulas y formas juveniles que permanecen renovándose bajo la sombra. La apertura de los claros del dosel permite crecer a estos árboles hasta las tallas adultas (Martínez-Ramos 1985; Bongers *et al.* 1988; Popma y Bongers 1988). Los formas juveniles de estos árboles poseen típicamente copas estrechas y alargadas que crecen hacia los haces de luz, ganando una posición que puede ser ventajosa al abrirse un claro. Además, en Los Tuxtlas se ha documentado que los árboles persistentes que alcanzan grandes alturas (más de 25 m), exponiendo sus copas directamente a la luz solar, presentan mayor plasticidad en atributos morfofuncionales de las hojas (área foliar específica, masa foliar, contenido de agua, entre otros) que los árboles persistentes de talla pequeña que crecen en el sotobosque. Tal plasticidad muestra la capacidad de los árboles grandes para ajustarse a los diferentes ambientes lumínicos que experimentan a lo largo de su ontogenia (Yáñez-Espinosa *et al.* 2003; Martínez-Garza y Howe 2005). Las especies persistentes son las más comunes en las selvas húmedas y varían en su tamaño máximo (unas alcanzan algunos metros de altura y otras hasta 80), tasa de crecimiento y longevidad; algunas viven poco más de cien años pero otras más de mil (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1998).

Con el establecimiento en el dosel alto del bosque de los árboles persistentes se cierra un ciclo de renovación que se reinicia cuando alguno de estos árboles se rompe o cae. Se ha estimado que un ciclo de renovación (tiempo que transcurre entre la formación de dos claros en un mismo sitio del bosque) dura entre 50 y 400 años (Martínez-Ramos *et al.* 1988), dependiendo de aspectos como la topografía, el tipo de suelo, la composición florística del bosque o el régimen climatológico (Clark 1990). Los grupos funcionales de árboles que han evolucionado con la dinámica natural de claros tienen un papel muy importante en el proceso conocido como sucesión secundaria (reemplazamiento temporal de especies que comienza en un sitio perturbado donde existen remanentes de la biota original; Begon *et al.* 1986). En las selvas húmedas el disturbio más frecuente es la caída natural de árboles, pero bajo la influencia humana los disturbios más importantes son la deforestación y el cambio de uso del suelo (generalmente dirigido hacia fines agropecuarios), los cuales son de mayor magnitud, extensión y frecuencia que los disturbios naturales (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). El estudio del papel desempeñado por diferentes grupos funcionales de plantas y animales en la sucesión secundaria en campos agropecuarios abandonados es uno de los temas ecológicos mejor estudiados en México (véase, por ejemplo, Gómez-Pompa *et al.* 1972, 1976; Gómez-Pompa y del Amo 1985; Guevara *et al.* 1992; Guevara y Laborde 1993; Medellín y Gaona 1999; Galindo-González *et al.* 2000; Martínez-Ramos y García-Orth 2007).

Recientemente se ha establecido en nuestro país una nueva corriente de estudio que trata de entender la diná-

mica y los mecanismos ecológicos que guían el proceso de la sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados, empleando parcelas permanentes de observación a largo plazo (Van Breugel *et al.* 2006; Chazdon *et al.* 2007; Van Breugel *et al.* 2007). Asimismo, se están explorando atributos funcionales de árboles pioneros y persistentes que pueden ser indicativos del potencial de estos árboles para ser usados como material biológico útil para la restauración ecológica (Holl y Kappelle 1999; Martínez-Garza y Howe 2003). Por ejemplo, en Los Tuxtlas se ha encontrado que las plántulas de especies persistentes con amplia plasticidad (en atributos funcionales como el área foliar específica) tienen mayor supervivencia y crecimiento que las plántulas de especies con baja plasticidad al ser transplantadas en pastizales ganaderos abandonados (Martínez-Garza *et al.* 2005). La remoción de los pastos en las praderas ganaderas abandonadas puede promover la regeneración de especies pioneras (Benítez-Malvido *et al.* 2001) y aumentar la abundancia, la diversidad de especies y la variedad de formas de crecimiento de las plantas presentes en las comunidades regenerativas (Benítez-Malvido 2006).

En las selvas húmedas de México, más de 97% de los acervos de carbono se encuentran en los tallos, ramas, hojas y estructuras reproductivas de los árboles (Hughes *et al.* 2000). En una selva mediana (con una altura promedio del dosel forestal de 18 m) que crece sobre suelos arenosos y de lutitas, pobres en nutrientes, de la región de Chajul, se estimó que los árboles vivos (exceptuando raíces) con más de 10 cm de diámetro a la altura del pecho mantienen un acervo de carbono de 95 toneladas por hectárea (Balvanera *et al.* 2005). En la selva alta de Los Tuxtlas (con una altura promedio del dosel forestal de 25 m) que crece sobre suelos de origen volcánico, ricos en nutrientes, se estimó un acervo de carbono dos veces mayor (195 toneladas por hectárea; Hughes *et al.* 2000) que el de Chajul. El grupo de árboles mantiene también acervos importantes de nutrimentos. Por ejemplo, en Los Tuxtlas se calculó que la vegetación arbórea mantiene un acervo, en toneladas por hectárea, de 1.7 de nitrógeno, 0.11 de fósforo y 0.23 de azufre (Hughes *et al.* 2000).

Los acervos de carbono de las selvas húmedas del país se han estado perdiendo a tasas elevadas debido a la deforestación, quemas y cambio de uso de suelo, que han reducido de manera dramática la extensión cubierta por las selvas húmedas en México. Se estima que durante las últimas seis décadas se liberaron 32.8 Tg de carbono por año (Masera *et al.* 1997) y que si se siguen deforestando y quemando las selvas húmedas del país con esta intensidad, se liberarían a la atmósfera 579 Tg de carbono (Jaramillo *et al.* 2003), que no sería compensado por las actuales tasas de secuestro de carbono, calculadas en menos de 3 Tg por año (Masera *et al.* 1997).

Una gran parte del acervo de carbono de las selvas húmedas se encuentra en el suelo. En la selva de Los Tuxtlas se encontró que el primer metro de espesor del suelo mantiene un acervo de carbono de 210 toneladas por hectárea, 8% más que el de la vegetación por encima del suelo (Hughes *et al.* 2000). Las raíces vivas de la vegetación constituyeron solo 5% de este acervo y el resto fue aportado por material orgánico proveniente de las hojas y demás detritos vegetales en descomposición. En la misma selva se calculó que la biomasa ganada por año (productividad primaria) fueron 16 toneladas, siendo aquella de raíces 12% (Sánchez-Gallén y Álvarez-Sánchez 1996).

El estudio de grupos funcionales que habita en el suelo de las selvas húmedas es incipiente en México. Se sabe, en general, que la dinámica de descomposición de la materia orgánica del suelo, llevada a cabo por un grupo de saprótrofos (incluyendo artrópodos, bacterias y hongos), es rápida. En Los Tuxtlas se encontró que las hojas de cuatro especies arbóreas (*Nectandra ambigens*, *Ficus yoponensis*, *Poulsenia armata* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*) se descomponen totalmente en un periodo de entre cuatro y 24 meses, siendo la tasa de descomposición más rápida en las hojas con mayor contenido de nutrientes y con menor concentración de metabolitos secundarios (Álvarez-Sánchez y Becerra-Enríquez 1996).

Existen algunos estudios acerca del papel que desempeñan los hongos micorrizógenos arbúsculo-vesiculares sobre el crecimiento de las plántulas de especies arbóreas (Sánchez-Gallén y Guadarrama 2003; Álvarez-Sánchez *et al.* 2007), pero su estudio como grupo funcional se encuentra aún en etapas muy iniciales. Estos hongos constituyen un grupo funcional que afecta de manera crítica el ciclo de fósforo y otros recursos de todo el ecosistema, y la relación entre diferentes grupos funcionales. Por ejemplo, cambios en la abundancia de micorrizas, relacionados con la variación en el tamaño de sus árboles mutualistas (*Brosimum alicastrum*), afectan la abundancia y composición taxonómica del grupo de artrópodos saprófagos que a su vez afectan la descomposición de materia orgánica del suelo (Guevara y Romero 2007).

13.3.3 Grupos funcionales en bosques templados

En México, los árboles de pino y otras coníferas (como oyameles y cipreses), así como especies arbóreas de

hojas anchas (por ejemplo, encinos) constituyen los grupos vegetales más importantes de los ecosistemas boscosos templados de México. Se estima que una quinta parte de la superficie terrestre del país estuvo cubierta por estos ecosistemas antes del periodo industrial (Rzedowski 1978). Las plantas leñosas que habitan en ambientes fríos poseen atributos fisiológicos, morfológicos y anatómicos que les permiten enfrentar las heladas de la época invernal. Por ejemplo, el nivel de xilol y de fructano (un polímero de fructuosa), presente en las células de las coníferas, aumenta durante el invierno, lo cual evita el congelamiento del material intracelular (Begon *et al.* 1986). Los pinos y otras coníferas tienen hojas cerosas, resinosas, en forma de agujas que minimizan el riesgo de las heladas y las nevadas; los árboles de hoja ancha (por ejemplo, muchas especies de encinos y fresnos) enfrentan el periodo invernal desprendiéndose de sus hojas al finalizar el otoño, lo cual minimiza la pérdida de agua en un periodo en el que este recurso no se encuentra disponible.

Al igual que en las selvas húmedas, en el sotobosque de los bosques templados existen condiciones limitantes de recursos lumínicos y el dosel del bosque se renueva por medio de la dinámica de formación de claros y la participación de distintos grupos funcionales de árboles que responde de manera diferente a la perturbación (Arriaga 1988; González-Espinosa *et al.* 1991; Arriaga *et al.* 1994). En algunos bosques maduros de la región de Los Altos de Chiapas, varias especies de pino y de encino que dominan el dosel alto del bosque reclutan un número reducido o nulo de plántulas y juveniles bajo la sombra imperante en el sotobosque. En la sombra, las plántulas de un grupo de especies de encino sufren elevada mortalidad por hongos patógenos (Quintana-Ascencio *et al.* 1992), posiblemente porque las plántulas se encuentran en un estado de desnutrición con niveles bajos de defensas. Además, en los sitios cerrados del bosque, las bellotas de los encinos (*Quercus crispipilis*) sufren mayor depredación por granívoros vertebrados (ratones, ardillas y palomas) que en los sitios abiertos del bosque, lo que puede explicar en parte la ausencia de regeneración de encinos en el bosque maduro. Un grupo de especies de pinos y encinos tiene la conducta de producir grandes cantidades de semillas en algunos años (conocidos como años semilleros), mientras que en otros prácticamente no producen semillas. Se ha propuesto que esta conducta reproductiva permite a las semillas escapar de sus depredadores; durante los años con baja producción de semillas las poblaciones de animales granívoros disminuyen por la falta de alimento y durante los años semilleros las poblaciones reducidas de granívoros tienen muchas semillas y se sacian, lo que permite aumentar la cantidad de semillas que dan lugar a plántulas (Sork 1993; Vander Wall 2002).

La abundancia de plántulas y árboles juveniles del grupo de pinos y encinos aumenta considerablemente cuando se abren claros grandes en el dosel del bosque por la acción de agentes naturales (como deslaves) o por la actividad humana (por ejemplo, en campos agrícolas abandonados; González-Espinosa *et al.* 1991), sobre todo si el sitio abierto se encuentra libre de ramoneo y pisoteo de vertebrados herbívoros domésticos (Quintana-Ascencio *et al.* 1992). En los bosques templados de Los Altos de Chiapas se han identificado varios grupos funcionales de árboles (cada uno con una composición taxonómica diversa y con una baja afinidad fitogeográfica) que pueden ser importantes para la restauración ecológica (González-Espinosa *et al.* 2007). Para un grupo de encinos (*Quercus rugosa* y *Q. laurina*) de las faldas del Volcán Ajusco, en el D.F., se encontró que un tamaño grande de la semilla (mayor cantidad de reservas alimenticias) es determinante para la supervivencia y el vigor de las plántulas en situaciones de baja disponibilidad de agua y de fuertes presiones de herbivoría (Bonfil 1998).

Los pinos y encinos poseen atributos funcionales que responden a los disturbios provocados por fuegos y que pueden permitir la regeneración del bosque después de un incendio (Fulé y Covington 1996, 1999; Minnich *et al.* 2000; Park 2001). Cortezas profundas (que protegen los tejidos internos) y conos con semillas seróticas (que se abren y expulsan a las semillas por la acción del fuego, dejándolas bajo condiciones propicias de germinación y crecimiento en el campo abierto por este) son respuestas adaptativas de varias especies de pino al fuego. En los bosques templados de Los Altos de Chiapas, algunas especies de encino pueden regenerarse a partir de rebrotes (Alfonso-Corrado *et al.* 2007), atributo que puede verse como una respuesta funcional a la pérdida de biomasa provocada por el fuego (Peña-Ramírez y Bonfil 2003), la sequía o el ramoneo por animales. Los pinos y encinos (y otros árboles de hoja ancha) responden diferencialmente a la frecuencia temporal con que ocurren los fuegos. En la región de la Montaña de Guerrero (Peña-Ramírez y Bonfil 2003) y en Los Altos de Chiapas (González-Espinosa *et al.* 1991), los pinos reemplazan a los encinos cuando la frecuencia de fuegos es alta; lo contrario ocurre con una frecuencia baja de fuegos. Una incidencia muy frecuente de incendios, sin embargo, puede provo-

car la desaparición de ambos grupos al rebasarse los mecanismos de respuesta de estas plantas a los daños causados por el fuego.

Los grupos de árboles de los bosques templados desempeñan un papel fundamental en la captura y almacenamiento de carbono, en la formación y retención de suelos, en el mantenimiento y formación de cuerpos de agua dulce (ríos, arroyos y mantos acuíferos) y en la provisión de una enorme cantidad de recursos forestales (Masera *et al.* 1997). En promedio, se ha estimado que un bosque templado dominado por pinos en México mantiene un acervo de carbono de casi 180 toneladas por hectárea (conjuntando la biomasa en pie y en el suelo), que es 17% mayor que el estimado para los bosques templados de encinos, 48% mayor que el de las selvas secas y 23% menor que el de las selvas húmedas; los bosques templados almacenan más carbono (y materia orgánica) en el suelo (entre 61 y 65% del total presente en todo el ecosistema) que las selvas secas (50%) y más aún que las selvas húmedas (30%; Masera *et al.* 1997). La deforestación y la quema del bosque templado en México, ocurridas en las últimas décadas del siglo pasado, emitieron a la atmósfera cerca de 10 millones de toneladas de carbono por año, que es cinco veces mayor que la cantidad de carbono capturado por año por estos bosques (Masera *et al.* 1997).

Un grupo importante para el mantenimiento de los bosques templados son los hongos ectomicorrízicos, que forman asociaciones de mutualismo con especies de coníferas y de encino (recuadro 13.1). Este es un grupo funcional poco estudiado en México pero que amerita ser prioritario para la investigación ecológica dado su efecto fundamental para el desarrollo de especies forestales, para el mantenimiento de suelos y para los flujos de nutrimentos y agua de los ecosistemas de bosque templado.

13.3.4 Nuevos enfoques

En la sección anterior de este capítulo se revisó una buena parte del conocimiento sobre el tema de grupos funcionales en ecosistemas de México. Se ha partido de la idea de los grupos funcionales como si estos fuesen cohesivos y bien definidos. Sin embargo, durante la última década ha quedado claro que las especies incluidas en un grupo funcional no son equivalentes y difieren en su contribución a la función o el papel ecológico que ese grupo desempeña en la comunidad o ecosistema (Díaz y Cabido 2001; Loreau *et al.* 2002). Además, una misma especie puede ser incluida en diferentes grupos funcionales, de modo que distintos grupos funcionales se sobreponen en algún grado en su composición taxonómica. Por ejemplo, una misma especie arbórea puede ubicarse dentro de los grupos funcional trófico (autótrofos), de forma de vida (fanerofitas), regenerativo (por ejemplo, pioneros) y fisiológico (por ejemplo, metabolismo fotosintético de la ruta C_3). De esta manera, la caracterización de la diversidad biológica en grupos funcionales debe visualizarse con un enfoque de análisis multidimensional. Tal caracterización compleja, sin embargo, es fundamental y prioritaria en su estudio, para fines de conservación tanto de la diversidad biológica como de la diversidad funcional de los organismos presentes en un ecosistema (Petchey y Gaston 2006). En los últimos años se han desarrollado nuevos enfoques que ayudarán a entender la relación entre biodiversidad y grupos funcionales, y que son prioritarios para nuestro país. A continuación se presentan algunos de estos enfoques.

Diversidad de especies y diversidad funcional

Un primer enfoque trata de evaluar la contribución que tiene una especie al valor de una función ecosistémica (recuadro 13.3). Esta es un área de investigación que se encuentra francamente inexplorada en los diferentes ecosistemas del país. Teóricamente, tal contribución funcional puede ser aditiva o redundante (Loreau *et al.* 2002). Ambos escenarios teóricos son extremos y entre ellos puede existir toda una gama de variantes (Chapin III *et al.* 2000; Schwartz *et al.* 2000; Loreau *et al.* 2002; recuadro 13.3). Cuando es aditiva, cada especie tiene una participación única en la función, de modo que la magnitud de esta aumenta al incrementarse el número de especies. En este escenario, aun las especies raras (de muy baja abundancia y frecuencia de aparición) tienen una contribución a la función. Cuando en un ecosistema existe más de una especie que posee la misma función o bien las especies raras tienen una nula o imperceptible contribución, se dice que el papel funcional de estas especies es redundante (Walker 1992). De esta manera, la magnitud de la función aumenta hasta una asíntota que se mantiene constante aun cuando se vayan añadiendo más especies. Si este es el caso, cuando una especie se pierde otra puede desempeñar la función, y se da entonces una compensación funcional.

Se piensa que la presencia de grupos funcionales con muchas especies redundantes confiere al ecosistema resiliencia a disturbios. Sin embargo, existe un punto crítico de pérdida de especies por encima del cual esta compen-

Recuadro 13.3 Biodiversidad y funcionamiento del ecosistema

Patricia Balvanera Levy

El término *funciones del ecosistema* se emplea para identificar las actividades, procesos o propiedades de un ecosistema que son influenciados por la actividad de los seres vivos (Loreau *et al*. 2002). Por ejemplo, el carbono atmosférico (CO_2) que es capturado y almacenado por los organismos autótrofos de un ecosistema tiene dos funciones ecosistémicas importantes, así como la liberación de agua a la atmósfera debido a la transpiración de las plantas. Existe un escaso conocimiento de cómo la diversidad de especies afecta las funciones de los ecosistemas y del papel que desempeña cada especie de un grupo funcional en estas funciones. Se han planteado varios modelos teóricos para analizar la relación entre la diversidad y las funciones de los ecosistemas (Fig. 1). Un "modelo lineal" indica que cada especie tiene una contribución única, independiente y de la misma magnitud que la función. Un "modelo asintótico" implica que algunas especies son muy importantes para la función mientras que otras contribuyen de formas muy similares a las primeras y, por lo tanto, no causan aumentos en la magnitud de la función; estas últimas especies se conocen como "redundantes", porque duplican las funciones de las primeras. Un "modelo de umbral" sugiere que al ganar o perder una o pocas especies hay un cambio dramático en la magnitud de la función, lo que ocurre cuando una o pocas especies contribuyen mucho más que las demás a la función. Un "modelo idiosincrásico" es aquel en que no existe algún patrón en la relación biodiversidad-función. En la naturaleza se han observado más los modelos asintóticos y de umbral (Loreau *et al*. 2002).

Las características intrínsecas de las especies (como la tasa de crecimiento, el tamaño, la duración del ciclo de vida de los organismos, las estrategias de adquisición de recursos) tienen un efecto profundo sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Hooper *et al*. 2005; Díaz *et al*. 2006). Sin embargo,

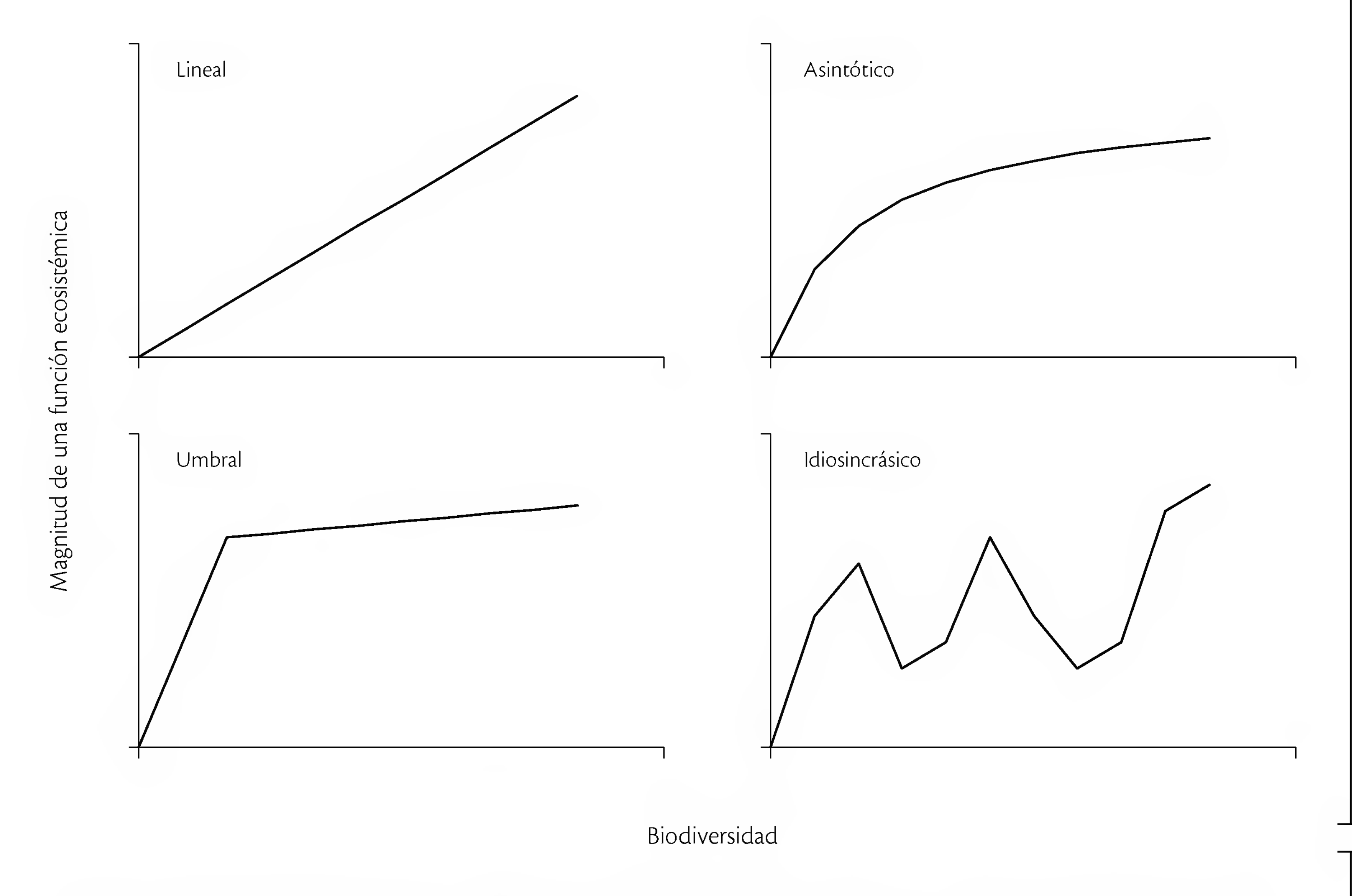


Figura 1 Modelos propuestos para la relación entre la magnitud de una función ecosistémica y la biodiversidad (modificada de Chapin III *et al*. 2000; Loreau *et al*. 2002).

Recuadro 13.3 [*concluye*]

a la fecha el conocimiento disponible no permite generalizar acerca de los efectos que tienen diferentes características, pero se espera que existan efectos diferenciales de estas características sobre distintas funciones ecosistémicas (Hooper *et al.* 2005; Díaz *et al.* 2006). Por ello es importante documentar la contribución relativa de las distintas especies a cada una de las funciones del ecosistema. Para varias funciones ecosistémicas es posible calcular la contribución de cada especie, e incluso la contribución de cada uno de los individuos de estas especies, a una función y sumar todas estas contribuciones para obtener así el total de la función (Balvanera *et al.* 2005). Por ejemplo, es posible calcular la cantidad de carbono que almacena cada uno de los individuos de una especie vegetal leñosa con base en su dimensión (diámetro de sus tallos, altura), la densidad de su madera (cantidad de biomasa por unidad de volumen) y el contenido de carbono promedio por unidad de biomasa (Balvanera *et al.* 2005). Es posible entonces analizar cómo las distintas especies contribuyen a la función y cuáles son las consecuencias de la pérdida de estas especies sobre la función (Fig. 2).

Las especies dominantes pueden tener efectos profundos sobre el funcionamiento del ecosistema; esta es una de las razones por las cuales las especies invasoras pueden tener efectos dramáticos sobre los ecosistemas que invaden y dominan. Sin embargo, algunas especies raras pueden también tener tales efectos, en cuyo caso se les conoce como especies clave o ingenieros ecosistémicos (Hooper *et al.* 2005; Díaz *et al.* 2006). Tal es el caso de especies raras que tienen interacciones fundamentales con un gran número de especies, o de aquellas que modifican por completo las condiciones físico-bióticas, como lo hacen los castores. Para poder explorar estos patrones en una comunidad es posible relacionar la contribución relativa de cada especie a la abundancia con su contribución relativa a la función (Fig. 3, Balvanera *et al.* 2005).

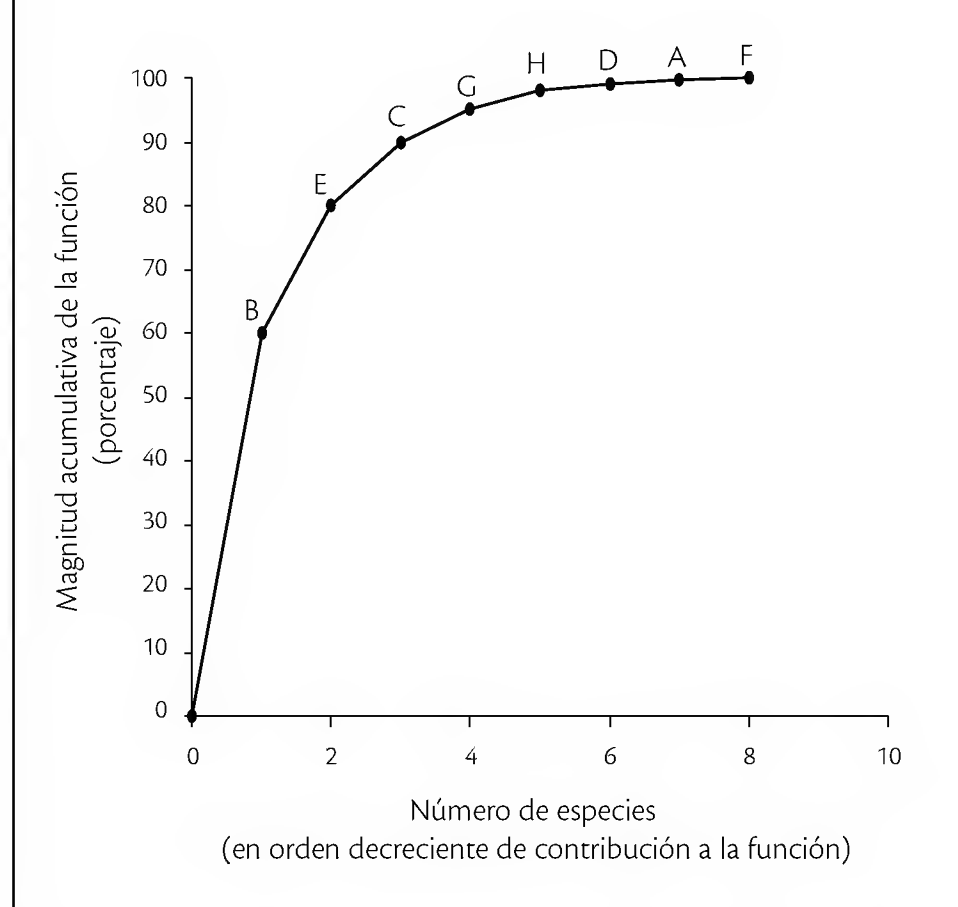


Figura 2 Análisis de la contribución relativa de ocho especies (A a H) para una misma función del ecosistema. Se puede observar que la mayor parte de la función está dada por solo tres de las ocho especies y que las especies B, E y C son las que más contribuyen a tal función (Balvanera *et al.* 2005).

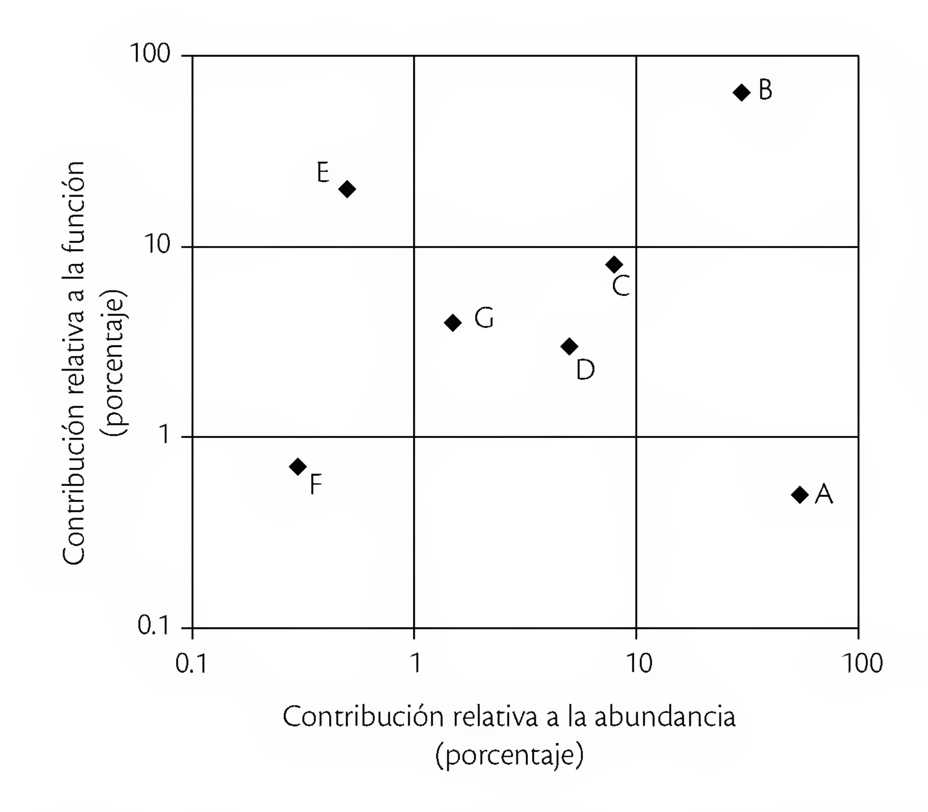


Figura 3 Abundancia relativa y contribución relativa a la función. B, G, D, C, F son especies cuya contribución es solo una función de su abundancia relativa. A es una especie muy abundante pero funcionalmente poco importante, mientras que E es una especie rara pero funcionalmente muy importante (véanse más detalles en Balvanera *et al.* 2005).

sación ya no ocurre y el ecosistema pierde esa función, es decir, queda degradado. Esta idea fue expuesta por el renombrado ecólogo Paul Ehrlich, de la Universidad de Stanford, con la siguiente metáfora: si un avión pierde un tornillo, podría seguir volando, pero si se siguiesen perdiendo tornillos llegaría el punto en el que, si se pierde uno más, el avión se iría a pique (Ehrlich 2000). En este contexto, la identificación de grupos funcionales que incluyen un número reducido de especies es primordial para los fines de conservación y funcionalidad de los ecosistemas. Cuando una función del ecosistema depende de una sola especie se tiene a las llamadas especies clave (del inglés *keystone species*). Se sabe, por ejemplo, que los árboles tropicales del género *Ficus* tienen una función clave al ser la base de alimentación para una amplia variedad de especies de invertebrados y vertebrados frugívoros. Las especies clave deben ser prioritarias en los programas de conservación, pero existe un gran vacío de conocimiento acerca de estas especies en los diferentes ecosistemas del país.

Balvanera *et al.* (2005) desarrollaron un método para identificar especies que tienen una contribución relativamente mayor que otras a una función ecosistémica. El método considera la abundancia y la eficiencia relativas para la función de las especies que componen un grupo funcional (recuadro 13.3). Las especies funcionalmente más importantes son aquellas cuya contribución relativa a la función es mucho mayor que su abundancia relativa en el grupo funcional. Por ejemplo, para la selva húmeda de Chajul, Chiapas, se encontró que 90% de la función de almacenamiento de carbono depende de solo 13% de las 169 especies arbóreas del bosque. *Dialium guianense* contribuyó por sí misma con 28% de la función, aunque su abundancia relativa fue de 15%, y *Terminalia amazonia* tuvo una contribución funcional (más de 10%) que fue cinco veces mayor a su abundancia relativa en la comunidad (~2%). En la selva seca de Chamela, tres especies de árboles (*Caesalpinia eriostachys*, *Thouinia paucidentata* y *Apoplanesia paniculata*) contribuyen con 50% de la fitomasa aérea total en pie (Martínez-Yrízar *et al.* 1992). Estas especies en la selva húmeda de Chajul y en la selva seca de Chamela, respectivamente, tienen un valor elevado para la conservación de la función de almacenamiento de carbono.

El método también se ha usado para identificar especies de abejas nativas importantes para la función de polinización, tomando como ejemplo de estudio algunos cultivos de sandía en California (véase también Kremen *et al.* 2002). En este caso, *Bombus californicus* y una especie de *Lasioglossum* tuvieron los valores relativos más altos para esta función dentro del grupo de 26 especies de abejas nativas polinizadoras. El método de Balvanera *et al.* (2005) es una etapa inicial en el estudio del papel de las especies que forman un grupo funcional sobre la magnitud de una función/servicio de un ecosistema. Ajustes futuros a este método deberán incluir formas de evaluar el efecto de la posible interacción entre las especies sobre la función ecosistémica, así como el efecto que tiene una sola especie para diferentes funciones del mismo ecosistema (Balvanera *et al.* 2005).

Redes complejas

Un segundo enfoque, aún pobremente explorado en México, es el análisis de las llamadas estructuras de interacciones bióticas y redes complejas. Este enfoque analiza las interacciones que se forman entre especies de grupos funcionales de diferente nivel trófico, por ejemplo, entre los polinizadores y las plantas, los herbívoros y las plantas, los dispersores de semillas y las plantas, los depredadores y sus presas (Lewinsohn *et al.* 2006; Rezende *et al.* 2007). En estas redes se distinguen especies que se relacionan de manera estrecha con otras formando vínculos tróficos únicos. A estas especies se les conoce como especialistas y se distinguen de otras que tienen vínculos tróficos con varias especies (generalistas). El análisis de redes complejas ha mostrado que la red trófica es asimétrica, es decir, la frecuencia de especies especialistas/generalistas varía entre diferentes niveles tróficos (Guimarães *et al.* 2006). Por ejemplo, la frecuencia de especies generalistas en el grupo de plantas por lo general es mayor que la encontrada en el grupo de polinizadores.

Teóricamente, en un ecosistema dado, pueden caracterizarse diferentes estructuras en las redes tróficas (Lewinsohn *et al.* 2006). En un extremo, la estructura en *gradiente* se presenta cuando cada especie de un grupo interactúa con un número reducido de especies de otro grupo, predominando las especialistas. En este caso, si una especie se pierde en un grupo, llevaría a la pérdida de la especie en el otro grupo, lo que reduciría el nivel de diversidad y la función del ecosistema. Una versión modificada de esta estructura es la llamada *en compartimentos*, que se distingue porque hay subgrupos de especies que interactúan dentro de los subgrupos, pero no entre ellos. En el otro extremo se presenta una estructura *anidada*. En esta, por ejemplo en un sistema de plantas-polinizadores, las especies de plantas especialistas estarán asociadas solo con polinizadores generalistas e,

inversamente, los polinizadores especialistas estarán asociados con plantas generalistas. Además, las especies generalistas de cada grupo tenderían a interactuar con las generalistas del otro, formándose un núcleo denso de interacciones. En este caso, la pérdida de una especie puede ser funcionalmente compensada, en algún grado, por otras especies, de modo que se reduce la diversidad de especies pero no las funciones del ecosistema. Finalmente, es posible una cuarta estructura que combina anidamiento y compartimientos, en cuyo caso hay diferentes subgrupos que no se traslapan entre sí y dentro de los cuales existe un arreglo de anidamiento (Lewinsohn *et al.* 2006).

El enfoque de redes complejas de interacciones bióticas ha sido escasamente usado en el estudio de grupos funcionales en México: hay un solo estudio sobre diferentes grupos de hormigas y sus plantas mutualistas (Guimarães *et al.* 2006).

Dimensiones ecológicas y atributos funcionales

Un tercer enfoque, relativamente reciente, explora dimensiones ecológicas basadas en diferentes ejes de variación de atributos morfofuncionales que pueden ser fáciles de medir y que son indicadores de las estrategias ecológicas de las especies, del papel ecológico que desempeñan y de su capacidad para responder a disturbios (Westoby 1998; Westoby *et al.* 2002). Este enfoque se encuentra más desarrollado para los grupos de plantas. A continuación se ejemplifica el uso de estos atributos funcionales considerando el trabajo de Westoby *et al.* (2002).

La dimensión tamaño de las semillas-producción de semillas es un indicador de las oportunidades de dispersión y colonización, así como del éxito del establecimiento de las plantas ante situaciones de riesgo. Las especies que producen una abundante cantidad de semillas de tamaño reducido tienen mayor capacidad de colonización de los ambientes perturbados, mientras que las especies con cantidades relativamente pequeñas de semillas grandes tienen mayor capacidad para desarrollarse en hábitats limitados en recursos. La dimensión grosor de hoja-longevidad foliar muestra también este tipo de disyuntiva ecológica y funcional. Las especies con hojas más gruesas a su vez tienen hojas más longevas que se recambian lentamente y que poseen baja capacidad de fotosíntesis. Las hojas gruesas son más costosas en términos energéticos, pero proveen mayor protección contra daños físicos y defensa contra herbívoros. En el otro extremo, las especies con hojas delgadas son menos longevas, se recambian rápidamente, tienen una capacidad fotosintética elevada y ofrecen menor protección contra herbívoros. Globalmente, y en un ecosistema particular, las hojas gruesas y longevas son indicativas de especies que habitan en lugares limitados en recursos, con condiciones físicas severas o con fuertes presiones de herbivoría. Las hojas delgadas son indicativas de especies que habitan lugares donde los recursos no se encuentran limitados o que están abiertos a la colonización (Westoby *et al.* 2002). Otra dimensión ecológica importante entre las plantas leñosas es la densidad de la madera-tamaño de semilla (Wright *et al.* 2007; Poorter *et al.* 2008). Las especies con madera blanda (de baja densidad) tienen semillas pequeñas y altas tasas de crecimiento, pero sufren una tasa de mortalidad mayor que las especies de madera dura (de elevada densidad). Las especies de madera blanda tienden a presentar estrategias de colonización de hábitats perturbados, mientras que las especies de madera dura se desarrollan en hábitats con limitaciones de recursos, condiciones físicas severas o bajo presiones fuertes de enemigos naturales.

Los tres enfoques presentados son complementarios e importantes desde una perspectiva básica y aplicada del conocimiento. Sería deseable que los esfuerzos futuros de estudio e investigación desarrollada en México consideren estas perspectivas en la búsqueda de un mejor entendimiento del origen, evolución y valor funcional de la gran biodiversidad presente en el país.

13.4 Conclusiones y perspectivas

A lo largo de este capítulo se ha tratado de exponer, por medio de la revisión de una diversa y creciente literatura ecológica en México, el significado ecológico-funcional que tiene la enorme diversidad biológica presente en nuestro país. No obstante estos avances, nos encontramos aún lejos de tener un cuerpo sólido de conocimientos sobre este tema, al considerar precisamente la gran diversidad de especies y ecosistemas presentes en México. Aún carecemos de principios generales que puedan ser utilizados, bajo márgenes de certeza conocidos, en la toma de decisiones sobre el manejo sustentable (incluyendo aspectos de conservación, aprovechamiento y restauración) de la biodiversidad de México en el contexto de grupos funcionales. A continuación se exponen algunos puntos que pueden ser importantes en la búsqueda de tales principios generales.

1. En el futuro cercano, deberá establecerse el tema de grupos funcionales como uno de alta prioridad en la agenda de investigación científica del país.
2. Deberá desarrollarse una estrategia nacional de obtención y organización de información sobre atributos funcionales de las especies. A la fecha no existe una base de datos integral sobre atributos funcionales de las especies y es prioritario añadir de manera sistemática a las listas taxonómicas información relevante sobre tales atributos.
3. Gran parte del conocimiento ha surgido de estudios sobre la historia natural y sobre la biología básica de una pequeña fracción del gran total de especies que se encuentran en el país. En el futuro, será importante seguir estudiando la historia natural y la biología de muchas más especies. Sin embargo, debería darse mayor empeño a documentar y cuantificar atributos que sean relevantes para el entendimiento del papel funcional de las especies. El uso de enfoques teóricos y experimentales, así como el desarrollo de estudios ecológicos de largo plazo son cruciales para pasar de una etapa descriptiva a una de carácter predicativo y aplicado.
4. Se tendrá que hacer un esfuerzo importante para estudiar especies funcionalmente claves. La desaparición de especies clave o importantes dentro de los grupos funcionales lleva a la rápida degradación de los ecosistemas por los efectos cascada de niveles tróficos superiores a inferiores (efectos *top-down* que ocurren cuando se elimina una especie clave de consumidores secundarios que ocupa un nivel tope en la red trófica) o de niveles tróficos inferiores a superiores (efectos *bottom-up*, que ocurren cuando se elimina una especie clave del grupo de productores primarios).
5. En México existen contados estudios que han abordado el entendimiento del papel desempeñado por diferentes grupos funcionales sobre la estructura, dinámica y funcionamiento de toda una comunidad biótica o de todo un ecosistema. Es primordial desarrollar estudios de este tema en ecosistemas terrestres y acuáticos importantes del país.
6. En el contexto anterior, deberá promoverse e incentivarse los programas de estudio que de manera específica se dirijan a explorar y entender el papel funcional de las especies en servicios de producción, regulación, culturales y de soporte de los ecosistemas que sean estratégicos para el bienestar y desarrollo sustentable de las sociedades humanas (*sensu* Millennium Ecosystem Assessment 2005).
7. En la actualidad, los estudios sobre grupos funcionales se han desarrollado en un contado número de sitios y de ecosistemas de México. Como se presentó en la revisión de la literatura, el conocimiento más completo sobre ecología y grupos funcionales ha surgido en las estaciones biológicas, donde es posible llevar a cabo estudios controlados, integrales (con acumulación del conocimiento), sistemáticos y de largo plazo. En México existe una red importante de estaciones de campo establecidas en casi todos los ecosistemas terrestres y marinos importantes (de zonas áridas, templadas, tropicales, de costa y marinas) del país que ofrecen las condiciones para ser sede de este tipo de estudios (Martínez-Ramos 1995). Estas estaciones deberían promover la investigación de grupos y atributos funcionales de las especies bajo diferentes perspectivas de investigación básica y aplicada, en un contexto de estudio de largo plazo.
8. Existen grupos funcionales prioritarios de estudio. Entre ellos destacan los que habitan el suelo de diferentes ecosistemas terrestres y en la zona de bentos de sistemas acuáticos, que incluyen especies de organismos degradadores (microorganismos y artrópodos), fijadores de nitrógeno y micorrizas. Estos grupos son fundamentales en el mantenimiento de los flujos de materiales y energía en los ecosistemas y en el mantenimiento de la fertilidad de suelos en sistemas productivos. Para los ecosistemas de selva existe un vacío de conocimiento importante en los grupos funcionales que ocupan el dosel superior (integrado por plantas epífitas, lianas y animales arborícolas).
9. Existen ecosistemas prioritarios de estudio. Entre ellos, los ecosistemas acuáticos de agua dulce (ríos y lagos), salobre (lagunas costeras y mangles) y marina, así como los ecosistemas terrestres (como dunas costeras y bosques mesófilos) y los de humedal (manglares y petenes), ameritan un mayor esfuerzo en el estudio de grupos funcionales.
10. Las actividades humanas ocasionan diversos disturbios que están afectando, de manera sutil o dramática, los niveles de biodiversidad y la funcionalidad ecológica de las especies, con frecuencia degradando los ecosistemas. Por ello, es urgente desarrollar estudios sobre los efectos causados por los disturbios humanos sobre grupos funcionales estratégicos. La consideración de este conocimiento es fundamental para la toma de decisiones y la elaboración de políticas sobre conservación, aprovechamiento y restauración de

la biodiversidad y de los ecosistemas en una perspectiva de desarrollo sustentable (Harvey *et al.* 2008).

11. Es crucial entender y usar el potencial que tienen diferentes grupos funcionales en la mitigación de disturbios de los ecosistemas naturales causados por las actividades humanas. México ha perdido más de la mitad de sus bosques templados y selvas, se han contaminado muchos de sus cuerpos de agua, se han sobreexplotado sus bosques, sus ecosistemas áridos y acuáticos, lo que ha ocasionado graves problemas ambientales y una gran pérdida de diversidad biológica. Además, un número creciente de especies invasoras se ha establecido en el país, lo que representa un agente real o potencial de extinción de especies o de perturbación importante de los ecosistemas.

12. La modificación de los patrones del clima debido al aumento de gases de efecto invernadero en la atmósfera, o *cambio climático*, es uno de los efectos ambientales de alcance planetario que han surgido de la actividad humana contemporánea. Estudios recientes muestran que la abundancia, distribución geográfica o conducta de los organismos se están modificando como consecuencia del cambio climático (Parmesan y Yohe 2003; Charmantier *et al.* 2008) y es imperativo entender los efectos de estos cambios sobre grupos funcionales críticos en diferentes ecosistemas (por ejemplo, Condit *et al.* 1996; Díaz *et al.* 2006). En México existen algunos estudios sobre el efecto potencial del cambio climático sobre la distribución geográfica (Peterson *et al.* 2002) y el riesgo de extinción de especies de fauna (Thomas *et al.* 2004). Sin embargo, es de gran urgencia realizar estudios de campo de largo plazo, sobre todo a nivel de grupos funcionales críticos, ya que tales estudios tienen una enorme trascendencia para la conservación de la biodiversidad, de los ecosistemas y para la toma de decisiones sobre el desarrollo de las sociedades humanas (Duckworth *et al.* 2000; Díaz *et al.* 2006).

13. Cada vez es más claro que la conservación de la biodiversidad y de sus funciones ecológicas va más allá de establecer reservas y parques naturales protegidos. En los paisajes culturales, resultantes del manejo humano (como los paisajes agrícolas), existe una gran diversidad de especies que puede ser conservada. Esta diversidad tiene un alto valor para el mantenimiento de funciones y servicios ecosistémicos importantes. La conservación de la diversidad biológica nativa en paisajes culturales puede depender de que entendamos y utilicemos este potencial funcional. Para ello será muy importante incentivar y llevar a cabo investigaciones sobre biodiversidad y grupos funcionales en los paisajes culturales, incluyendo temas como: *a*] evaluación de los niveles de biodiversidad y de diversidad funcional, *b*] análisis de las interacciones entre grupos humanos y esta diversidad, y *c*] restauración ecológica (Harvey *et al.* 2008; Chazdon *et al.* 2008b, en prensa).

Estos puntos quedan como retos urgentes de ser abordados. El estudio y entendimiento del valor biológico, social y económico que tiene la biodiversidad expresada en grupos funcionales es obligado en la toma de decisiones y en las estrategias de desarrollo sustentable de las sociedades humanas en nuestro país y en todo el mundo.

Agradecimientos

El autor agradece la minuciosa y cuidadosa revisión de este capítulo por parte de Miguel Franco, Carlos Martorell y David Ackerly. Sus comentarios y observaciones mejoraron y enriquecieron sustancialmente el texto. Agradezco también a Patricia Balvanera, quien fue una fuente de consulta y discusión importante para el desarrollo del capítulo, junto con Guillermo Ibarra, Erick de la Barrera, Jorge Schondube y Horacio Paz, quienes proveyeron literatura relevante sobre diferentes aspectos abordados en el trabajo.

Notas

1 En trabajos taxonómicos recientes, la familia Leguminosae ha sido dividida en las familias Mimosaceae, Caesalpinaceae y Fabaceae. Para fines prácticos, en especial tratándose de la relación simbiótica con *Rhizobium*, en este capítulo se menciona en general a las especies de estas tres familias como 'leguminosas' (Allen y Allen 1981); sin embargo, al hacer referencia a alguna especie en particular se indica la familia en la que se ubica, conforme a la lista del (CD 1) anexo.

Referencias

Ackerly, D.D., y F.A. Bazzaz. 1995. Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. *Ecology* **76**: 1134-1146.

Alfonso-Corrado, C., R. Clark-Tapia y A. Mendoza. 2007. Demography and management of two clonal oaks: *Quercus eduardii* and *Q. potosina* (Fagaceae) in central Mexico. *Forest Ecology and Management* **251**: 129-141.

Allen, O.N., y E.K. Allen. 1981. *The Leguminosae. A source book of characteristics, uses, and nodulation*. The University of Wisconsin Press, Madison.

Allen, E.B., M.F. Allen, D.J. Helm, J.M. Trappe, R. Molina *et al.* 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil* **170**: 47-62.

Allen, E.D., E. Rincón, M.F. Allen, A. Pérez-Jiménez y P. Huante. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **30**: 261-274.

Álvarez-Buylla, E., y M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* **84**: 314-325.

Álvarez-Buylla, E., y M. Martínez-Ramos. 1992. Demography and allometry of a Neotropical pioneer tree: An evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical trees. *Journal of Ecology* **80**: 275-290.

Álvarez-Sánchez, F., y S. Guevara. 1999. Litter interception on *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) in a tropical rain forest. *Biotropica* **31**: 89-92.

Álvarez-Sánchez, J., y R. Becerra-Enríquez. 1996. Leaf decomposition in a Mexican tropical rain forest. *Biotropica* **28**: 657-667.

Álvarez-Sánchez, J., P. Guadarrama, I. Sánchez-Gallén y D. Olivera. 2007. Restauración de ambientes deteriorados derivados de la selva tropical húmeda: el uso de hongos micorrizógenos arbusculares. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **80** (suplemento): 59-68.

Arreguín-Sánchez, F., E. Arcos y E.A. Chávez. 2002. Flows of biomass and structure in an exploited benthic ecosystem in the Gulf of California, Mexico. *Ecological Modelling* **156**: 167-183.

Arriaga, L. 1988. Natural disturbance and treefalls in a pine-oak forest on the Peninsula of Baja California, Mexico. *Plant Ecology* **78**: 73-79.

Arriaga, L., S. Díaz y C. Mercado. 1994. Conservation of commercial management of temperate forests of Baja California Sur, Mexico. *Conservation Biology* **8**: 1132-1140.

Avendaño-Mendoza, C., A. Morón-Ríos, E. Cano y J. León-Cortés. 2005. Dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeidae; Scarabaeinae) in a tropical landscape at the Lachua Region, Guatemala. *Biodiversity and Conservation* **14**: 801-822.

Ayala, R., T.L. Griswold y S.H. Bullock. 1998. Las abejas nativas de México, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 179-226.

Balvanera, P., P.C. Kremen y M. Martínez-Ramos. 2005. Applying community structure analysis to ecosystem function: Examples from pollination and carbon storage. *Ecological Applications* **15**: 360-375.

Balvanera, P., y E. Aguirre. 2006. Tree diversity, environmental heterogeneity, and productivity in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica* **38**: 479-491.

Balvanera, P., A.B. Pfisterer, N. Buchmann, J. He, T. Nakashizuka *et al.* 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecological Letters* **9**: 1146-1156.

Barajas-Guzmán, G., y J. Álvarez-Sánchez. 2004. Asignación de recursos e influencia de los cotiledones en el crecimiento de plántulas de *Nectandra ambigens* (Blake) C.K.Allen (Lauraceae) en una selva tropical húmeda. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **74**: 5-11.

Bazzaz, F.A., y S. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 287-310.

Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. *Ecology: Individuals, populations, and communities*. Sinauer Associates, Sunderland.

Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos y E. Ceccon. 2001. Seed rain vs. seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Dissertatione Botanicae* **346**: 185-203.

Benítez-Malvido, J., y A. Lemus-Albor. 2005. The seedling community of tropical rain forest edges and its interaction with herbivores and pathogens. *Biotropica* **37**: 301-313.

Benítez-Malvido, J. 2006. Effect of low vegetation on the recruitment of plants in successional habitat types. *Biotropica* **38**: 171-182.

Bestelmeyer, B.T., y R.L. Schooley. 1999. The ants of the southern Sonoran desert: Community structure and the role of trees. *Biodiversity and Conservation* **8**: 643-657.

Bidartondo, M.I. 2005. The evolutionary ecology of myco-heterotrophy. *New Phytologist.* **167**: 335-352.

Bonfil, C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* **85**: 79-87.

Bongers, F., J. Popma e I. Iriarte-Vivar. 1988. Response of *Cordia megalantha* Blake seedlings to gap environments in tropical rain forest. *Functional Ecology* **2**: 379-390.

Borchert, R., S.A. Meyer, S.S. Felger y L. Porter-Bolland. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa

Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography* **13**:409-425.

Brower, L.P., E. Horner, M.M. Marty, C.M. Moffitt y V.R. Villa. 1985. Mice (*Peromyscus maniculatus*, *P. spicilegus*, and *Microtus mexicanus*) as predators of overwintering monarch butterflies (*Danaus plexippus*) in Mexico. *Biotropica* **17**:89-99.

Brower, L.P., L.S. Fink y P. Walford. 2006. Fueling the fall migration of the monarch butterfly. *Integrative and Comparative Biology* **46**:1123-1142.

Brown, J.S., y D.L. Venable. 1991. Life history evolution of seed bank annuals in response to seed predation. *Evolutionary Ecology* **5**:12-19.

Bullock, S.H., y J.A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **22**:22-35.

Burgos, A., y J.M. Maass. 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems, and Environment* **104**: 475-481.

Calvo-Irabién, L.M. 1997. *Heterogeneidad del ambiente lumínico en el sotobosque y su efecto sobre la comunidad de hierbas en una selva tropical húmeda del sur del México.* Tesis de doctorado, Unidad Académica de los Ciclos Profesional y de Posgrado del CCH e Instituto de Ecología, UNAM, México.

Calvo-Irabién, L.M., y A. Islas-Luna. 1999. Predispersal predation of an understory rainforest herb *Aphelandra aurantiaca* (Acanthaceae) in gaps and mature forest. *American Journal of Botany* **86**:1108-1113.

Camargo-Ricalde, S.L., S.S. Dhillion y V. García-García. 2005. Phenology, seed production, and germination of seven endemic *Mimosa* species (Fabaceae-Mimosoideae) of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* **4**:423-437.

Campbell, N.A., J.B. Reece y L.G. Mitchell. 1999. *Biology.* Addison Wesley Longman, Londres.

Castillo-Argüero, S., G. Montes-Cartas, M.A. Romero-Romero, Y. Martínez-Orea, P. Guadarrama-Chávez *et al.* 2004. Dinámica y conservación de la flora de matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F.), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **74**:51-75.

Ceballos, G., y A. García. 1995. Conserving Neotropical biodiversity: The role of dry forests in Western Mexico. *Conservation Biology* **6**:1349-1353.

Ceballos, G., y G. Oliva. 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. Fondo de Cultura Económica-Conabio, México.

Ceccon, E., I. Olmsted, C. Vázquez-Yanes y J. Campo-Alves. 2002. Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of different regeneration status in Yucatán. *Agrociencia* **36**:621-631.

Ceccon, E., P. Huante y J. Campo. 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forest in Yucatán, Mexico. *Forest Ecology and Management* **182**:387-402.

Chapin III, F.S., E.S. Zavaleta, V.T. Eviner, R.L. Naylor, P.M. Vitousek *et al.* 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**:234-242.

Chapin III, F.S., P.A. Matson y H. Mooney. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag, Nueva York.

Chapman, R.R., y G.E. Crow. 1981. Application of Raunkiaer's life form system to plant species survival after fire. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **108**:472-478.

Charmantier, A., E.H. McCleery, L.R. Cole, C. Perrins, L.E.B. Kruuk *et al.* 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* **320**:800-803.

Cházaro, M.J. 2006. *Flora parásita vascular en México.* Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara. Disponible en <*www.cucba.udg.mx/new/publicaciones/botanica/37.htm*>.

Chazdon, R.L., S.G. Letcher, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers *et al.* 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B. Biological Sciences* **362**:273-289.

Chazdon, R., C. Harvey, M. Martínez-Ramos, P. Balvanera, K. Stoner *et al.* 2008a (en prensa). Tropical dry forest biodiversity and conservation value in agricultural landscapes of Mesomerica, en R. Dirzo, A. Mooney, G. Ceballos y H. Young (eds.), *Ecology and conservation of Neotropical dry forests*. Island Press, Washington, D.C.

Chazdon, R., C. Harvey, O. Komar, M. van Breugel, B.G. Feguson *et al.* 2008b (en prensa). Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in tropical landscapes. *Biotropica.*

Clark-Tapia, R., y F. Molina-Freaner. 2005. Reproductive ecology of the rare clonal cactus *Stenocereus eruca* in the Sonoran desert. *Plant Systematics and Evolution* **247**: 155-165.

Clark, D.A., S. Brown, D.W. Kicklighter, J.K. Chambers, J.R. Thomlinson *et al.* 2001. Net primary production in tropical forests: An evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications* **11**:371-384.

Clark, D.B. 1990. The role of disturbance in the regeneration of Neotropical moist forests, en K. Bawa y M. Hadley (eds.), *Reproductive ecology of tropical rain forest plants.* Parthenon Publishing, Park Ridge, pp. 291-315.

Coates-Estrada, R., y A. Estrada. 1988. Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **4**:157-172.

Condit, R., S.P. Hubbell y R.B. Foster. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* **7**:405-416.

Contreras-Balderas, A.J., J.A. García, J.I. González y A. Guzmán. 2000. Avian dynamics of a Chihuahuan Desert creosotebush (*Larrea tridentata*) community in Nuevo León, Mexico. *Texas Journal of Science* **52**: 285-292.

Cruz-Angón, A., y R. Greenberg. 2005. Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. *Journal of Applied Ecology* **42**:150-159.

Cuevas-Figueroa, X.M., y S. Carvajal. 2005. Las avispas de la familia Agaonidae en México, en CUCBA (ed.), *Avances en la investigación científica en el CUCBA*. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, pp. 251-255.

Cuevas-Reyes, P., C. Siebe, M. Martínez-Ramos y K. Oyama. 2003. Species richness of gall-forming insects in a tropical rain forest: Correlations with plant diversity and soil fertility. *Biodiversity and Conservation* **12**:411-422.

Cuevas-Reyes, P., M. Quesada, P. Hanson, R. Dirzo y K. Oyama. 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: The importance of plant species richness, life-forms, host plant age, and plant density. *Journal of Ecology* **92**:707-716.

Dar, S., M.C. Arizmendi y A. Valiente-Banuet. 2006. Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachycereeae: Cactaceae) in Central Mexico. *Annals of Botany* **97**:423-427.

De la Cruz, M., y R. Dirzo. 1987. A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a Mexican rain forest. *Biotropica* **19**:98-106.

Delgadillo, C. 1998. Diversidad de la brioflora, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 355-368.

Denslow, J.S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:431-451.

Desmond, M.J. 2004. Habitat associations and co-occurrence of Chihuahuan Desert hares (*Lepus californicus* and *L. callotis*). *The American Midland Naturalist* **151**:414-420.

Díaz, S., y M. Cabido. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* **11**:646-655.

Díaz, S., J. Fargione, F.S. Chapin III y D. Tilman. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLOS Biology* **4**:1300-1305.

Dirzo, R. 1984. Herbivory: A phytocentric overview, en R. Dirzo y J. Sarukhán (eds.), *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 141-165.

Dirzo, R., y C. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation, and the advantages of dispersal, en A. Estrada y T.H. Fleming (eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 237-250.

Dirzo, R., y A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation, en P.W. Price, P.W. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Benson (eds.), *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, Nueva York, pp. 273-287.

Dirzo, R., C.C. Horvitz, H. Quevedo y M.A. López. 1992. The effects of gap size and age on the understorey herb community of a tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology* **80**:809-822.

Duckworth, J.C., M. Kent y P.M. Ramsay. 2000. Plant functional types: An alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Progress in Physical Geography* **24**:515-542.

Dukes, J.S. 2003. Burning buried sunshine: Human consumption of ancient solar energy. *Climatic Change* **61**:31-44.

Dyer, L. 1990. *Interferencia lumínica de* Astrocaryum mexicanum *Liebm. (Palmae) en el sotobosque e implicaciones sobre la comunidad de plántulas y árboles jóvenes en Los Tuxtlas, Ver.* Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Ehrlich, P. 2000. *Human natures: Genes, culture, and the human prospect*. Island Press, Washington, D.C.

Espinosa-García, F.J., J.L. Villaseñor y H. Vibrans. 2004. Geographical patterns in native and exotic weed species in Mexico. *Weed Technology* **18**:1552-1558.

Espinosa, F.J., y J. Sarukhán. 1997. *Manual de malezas del Valle de México*. UNAM-Fondo de Cultura Económica, México.

Estrada, A., y R. Coates-Estrada. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* **6**:77-91.

Estrada, A., R. Coates-Estrada y C. Vázquez-Yanes. 1984. Observations on fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* **16**:315-318.

Estrada, A., y R. Coates-Estrada. 1986a. Comparison of frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata)* and bats (*Artibeus jamaicensis*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* **7**:3-13.

Estrada, A., y R. Coates-Estrada. 1986b. Use of leaf resources by howling monkeys (*Alouatta palliata*) and leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* **10**: 51-66.

Estrada, A., y T.H. Fleming. 1986. *Frugivores and seed dispersal*. Junk Publishers, Dordrecht.

Estrada, A., y R. Coates-Estrada. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: Ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **7**: 459-474.

Fittkau, E.J., y H. Klinge. 1973. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* **5**:2-14.

Flannery, T. 2005. *The weather makers: How man is changing the climate and what it means for life on earth*. Grove Press, Nueva York.

Fleming, T.H., y A. Estrada. 1993. *Frugivores and seed dispersal: Ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Flores-Villela, O., y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* **20**: 115-144.

Flores, J., O. Briones, A. Flores y S. Sánchez-Colón. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* **58**: 1-19.

Fontaine, C., I. Dajoz, J. Meriguet y M. Loreau. 2006. *Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. PLoS Biology* 4:e1. doi:10.1371/journal.pbio.0040001.

Franco, A.C., E. Olivares, E. Ball, U. Luttge y A. Haag-Kerwer. 1994. *In situ* studies of Crassulacean acid metabolism in several sympatric species of tropical trees of the genus *Clusia. New Phytologist* **126**: 203-211.

Fu, C.F., y C.S. Hew. 1982. Crassulacean acid metabolism in orchids under water stress. *Botanical Gazette* **143**: 294-329.

Fulé, P.Z., y W.W. Covington. 1996. Changing fire regimes in Mexican pine forests: Ecological and management implications. *Journal of Forestry* **94**: 33-38.

Fulé, P.Z., y W.W. Covington. 1999. Fire regime changes in La Michilía biosphere reserve, Durango, Mexico. *Conservation Biology* **13**: 640-652.

Galindo-González, J., S. Guevara y V.S. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* **14**: 1693-1703.

García-Guzmán, G., y R. Dirzo. 2001. Patterns of leaf-pathogen infection in the understory of a Mexican rain forest: Incidence, spatiotemporal variation, and mechanisms of infection. *American Journal of Botany* **88**: 634-645.

García-Guzmán, G., y R. Dirzo. 2004. Incidence of leaf pathogens in the canopy of a Mexican tropical wet forest. *Plant Ecology* **172**: 41-50.

García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler. Series A, Physical Geography* **73**: 179-186.

García-Oliva, F., B. Sveshtarova y M. Oliva. 2003. Seasonal effects on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 179-188.

Gentry, A.H., y C. Dodson. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* **19**: 149-156.

Gentry, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests, en S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (eds.), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 146-194.

Gilbert, S.G., y S.P. Hubbell. 1996. Plant diseases and the conservation of tropical forests. *BioScience* **46**: 98-106.

Gitay, H., e I.H. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them?, en T.M. Smith, H.H. Shugart y F.I. Woodward (eds.), *Plant functional types: Their relevance to ecosystem properties and global change*. International Geosphere-Biosphere Programme Book Series, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-19.

Glendinning, J.I., y L.P. Brower. 1990. Feeding and breeding responses of five mice species to overwintering aggregations of the monarch butterfly. *Journal of Animal Ecology* **59**: 1091-1112.

Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* **77**: 203-208.

Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo. Ecology* **83**: 2617-2629.

Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baez. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* **93**: 173-203.

Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J.M. Gómez, J.A. Hódar, J. Castro *et al.* 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* **14**: 1128-1138.

Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes y S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: A nonrenewable resource. *Science* **177**: 762-765.

Gómez-Pompa, A., S. del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda. 1976. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz*. Editorial Continental, México.

Gómez-Pompa, A. y S. del Amo. 1985. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. INIREB, Xalapa-Editorial Alhambra, México.

González-Espinosa, M., P.F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**: 351-360.

González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, A. Camacho-Cruz, S.C. Holz, J.M. Rey *et al.* 2007. Restauración de bosques en territorios indígenas de Chiapas: modelos ecológicos y estrategias de acción. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **80** (suplemento): 11-23.

González-Soriano, E., R. Dirzo y R. Voght (eds.). 1997. *Historia natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM, México.

Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* **250**: 26-31.

Grime, J.P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley, Nueva York.

Grötzschel, S., J. Köster y D. De Beer. 2004. Degradation of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) by a hypersaline microbial mat and related functional changes in the mat community. *Microbial Ecology* **48**:254-262.

Guevara, R., e I. Romero. 2007. Buttressed trees of *Brosimum alicatrum* Sw. affect mycelial mat abundance and indirectly the composition of soil meso-fauna. *Soil Biology and Biochemestry* **39**:289-294.

Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola y L. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in Neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* **3**:655-664.

Guevara, S., y J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: Consequences for local species availability. *Vegetatio* **108**:319-338.

Guimarães, P.R., V. Rico-Gray, S. Furtado dos Reis y J.N. Thompson. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences* **273**:2041-2047.

Harvey, C., O. Komar, R. Chazdon, B.G. Ferguson, B. Finegan *et al.* 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conservation Biology* **22**:8-15.

Hernández, L., A.G. Romero, J.W. Laundre, D. Lightfoot, E. Aragón *et al.* 2005. Changes in rodent community structure in the Chihuahuan Desert, Mexico: Comparisons between two habitats. *Journal of Arid Environment* **60**:239-257.

Hidalgo-Mihart, M.G., L. Cantú-Salazar, C.A. López-González, E. Martínez-Meyer y A. González-Romero. 2001. Coyote (*Canis latrans*) food habits in a tropical deciduous forest of western Mexico. *American Midland Naturalist* **146**:210-216.

Hodel, D.R. 1992. Chamedorea palms: *The species and their cultivation*. Allen Press, Laurence.

Holl, K.D., y M. Kappelle. 1999. Tropical forest recovery and restoration. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:378-379.

Hooper, D.U., M. Solan, A. Symstad, S. Díaz, M.O. Gessner *et al.* 2002. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning, en M. Loreau, S. Naeem y P. Inchausti (eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 195-208.

Hooper, D.U., F.S. Chapin, J.J. Ewel, A. Hector y P. Inchausti. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**:3-35.

Horvitz, C.C., y A.J. Beattie. 1980. Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. *American Journal of Botany* **67**:321-326.

Horvitz, C.C., y D.W. Schemske. 1986. Seed dispersal of a Neotropical myrmecochore: Variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica* **18**:319-323.

Horvitz, C.C., y D.W. Schemske. 1994. Effects of dispersers, gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology* **75**:1949-1958.

Huante, P., E. Rincón e I. Acosta. 1995a. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* **9**:849-858.

Huante, P., E. Rincón y F.S. Chapin III. 1995b. Responses to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Functional Ecology* **9**:760-766.

Hughes, R.F., B. Kauffman y V.J. Jaramillo. 2000. Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications* **10**: 515-527.

Ibarra-Cerdeña, C.N., L.I. Íñiguez-Dávalos y V. Sánchez-Cordero. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* **92**:503-509.

Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfias y L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálido-húmeda de México. *Biotropica* **23**: 242-254.

Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación, en S.E. González, D. Dirzo y R.C. Vogt (eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM, México, pp. 61-85.

Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos y K. Oyama. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany* **88**:1801-1812.

Ibarra-Manríquez, G. y M. Martínez-Ramos. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* **160**:91-112.

Illsley-Granich, C. 1984. *Vegetación y producción de la milpa bajo roza-tumba-quema en el ejido de Yaxcaba, Yucatán, México*. Tesis de licenciatura, Escuela de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.

Ingleby, K., V.T.X. Thanh y P.H. Mason. 2004. Manual for the collection, identification and use of edible mycorrhizal mushrooms associated with forest trees. Centre for Ecology and Hydrology, Penicuik, Vietnam.

Jansen, P., F. Bongers y L. Hemerik. 2004. Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a Neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecological Monographs* **74**:569-589.

Janzen, D.H. 1970a. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* **104**:501-528.

Janzen, D.H. 1970b. *Jacquinia pungens*, a heliophile from the understory of tropical deciduous Forest. *Biotropica* **2**: 112-119.

Jaramillo, V.J., J.B. Kauffman, L. Rentería-Rodríguez, D.L. Cummings y L.J. Ellingson. 2003. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* **6**:609-629.

Jiménez-Lobato, V., y T. Valverde. 2006. Population dynamics of the shrub *Acacia bilimekii* in a semi-desert region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **65**:29-45.

Kesler, S.E., y H. Ohmoto (eds.). 2006. *Evolution of the early atmosphere, hydrosphere, and biosphere: Constraints from ore deposits*. Memoir Geological Society of America, Boulder.

Kremen, C., N.M. Williams y R.W. Thorp. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99**:16812-16816.

Lambers, H., F.S. Chapin III y T.L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, Nueva York.

Lavorel, S., y E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**:545-556.

Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti. 2002. *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution, and conservation*. CABI Publishing, Oxon, Reino Unido.

Lewinsohn, T.M., P.I. Prado, P. Jordano, J. Bascompte y J.M. Olesen. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* **113**:174-184.

Lima, S.L., y T.J. Valone. 1991. Predators and avian community organization: An experiment in a semi-desert grass. *Oecologia* **86**:101-112.

Lira, R., y R. Riba. 1993. Las pteridofitas (helechos y plantas afines) de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* **XLIV**(especial):69-92.

López-Ramírez, A. 2002. *La importancia de las royas (Fungi: Uredinales) en la agricultura y silvicultura en México*. Disponible en <*http://www.uv.mx/institutos/forest/foresta/num1/roya.htm*>.

Loreau, M., S. Naeem y P. Inchausti. 2002. *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Nueva York.

Lot, A., A. Novelo y P. Ramírez-García. 1998. Diversidad de la flora acuática mexicana, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 563-578.

Llorente, J., y A. Luis. 1998. Análisis conservacionista de las mariposas mexicanas: Papilionidae (Lepidoptera, Papilionoidea), en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 149-179.

Maass, J.M., J.M. Vose, W.T. Swank y A. Martínez-Yrízar. 1995. Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management* **74**:171-180.

Magaña-Rodríguez, B. 2005. *Patrones sucesionales de composición y estructura de la comunidad regenerativa del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco*. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.

Magaña, P., y J.L. Villaseñor. 2002. La flora de México: ¿Se podrá conocer completamente? *Ciencias* **66**:24-26.

Mandujano, S. 2006. Preliminary evidence of the importance of ENSO in modifying food availability for white-tailed deer in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica* **38**: 695-699.

Martin, C.E., A.B. Lubbers y J.A. Teeri. 1982. Variability in crassulacean acid metabolism: A survey of North Carolina succulent species. *Botanical Gazette* **143**:491-497.

Martínez-Berdeja, A., y T. Valverde. 2008. Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect. *Journal of Arid Environments* **10**:1766-1774.

Martínez-Garza, C., y H.F. Howe. 2003. Restoring tropical diversity: Beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* **40**:423-429.

Martínez-Garza, C., y H.F. Howe. 2005. Developmental strategy or immediate responses in leaf traits of tropical tree species? *International Journal of Plant Sciences* **166**:41-48.

Martínez-Garza, C., V. Peña, M. Ricker, A. Campos y H.F. Howe. 2005. Restoring tropical biodiversity: Leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management* **217**:365-379.

Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias, en A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.), *Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*. Editorial Alhambra, México, pp. 191-239.

Martínez-Ramos, M. 1991. *Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda neotropical*. Tesis de doctorado, UNAM, México.

Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **54**:179-224.

Martínez-Ramos, M. 1995. Estudios y perspectivas sobre ecología vegetal en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **55**:75-91.

Martínez-Ramos, M. 2006. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación, en K. Oyama y A. Castillo (eds.), *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: perspectivas desde la investigación científica*. Siglo XXI-UNAM, México, pp. 279-292.

Martínez-Ramos, M., E. Álvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* **76**:700-716.

Martínez-Ramos, M., E. Álvarez-Buylla y J. Sarukhán. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* **70**:555-558.

Martínez-Ramos, M., y E. Álvarez-Buylla. 1998. How old are tropical rain forest trees? *Trends in Plant Science* **3**: 400-405.

Martínez-Ramos, M., y X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración: el caso de selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **80** (suplemento):69-84.

Martínez-Yrízar, A., y J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* **6**:433-444.

Martínez-Yrízar, A., J. Sarukhán, J.A. Pérez-Jiménez, E. Rincón, J.M. Maass *et al.* 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **8**:87-96.

Martorell, C., y E. Ezcurra. 2002. Rosette scrub occurrence and fog availability in arid mountains of Mexico. *Journal of Vegetation Science* **13**:651-662.

Marvier, M.A. 1998. Parasite impacts on host communities: Plant parasitism in a California coastal prairie. *Ecology* **79**:2616-2623.

Masera, O.R., M.J. Ordóñez y R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from Mexican forests: Current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* **35**:265-295.

Medellín, R.A., y O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* **31**:478-485.

Mikola, J., R.D. Bardgett y K. Hedlund. 2002. Biodiversity, ecosystem function and soil decomposer food webs, en M. Loreau, S. Naeem y P. Inchausti (eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 195-208.

Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press, Washington.

Miller, P.M. 1999a. Coppice shoot and foliar crown growth after disturbance of a tropical deciduous forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* **116**:163-173.

Miller, P.M. 1999b. Effects of deforestation on seed banks in a tropical deciduous forest of western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **15**:179-188.

Miller, P.M., y J.B. Kauffman. 1998a. Effects of slash and burn agriculture on species abundance and composition of a tropical deciduous forest. *Forest Ecology and Management* **103**:191-201.

Miller, P.M., y J.B. Kauffman. 1998b. Seedling and sprout response to slash and burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* **30**:538-546.

Minnich, R.A., M.G. Barbour, H.J. Burk y J. Sosa-Ramírez. 2000. Californian mixed-conifer forests under unmanaged fire regimes in the Sierra San Pedro Mártir, Baja California, Mexico. *Journal of Biogeography* **27**:105-129.

Miranda, F., y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**:29-179.

Molina-Freaner, F., A. Rojas-Martínez, T.H. Fleming y A. Valiente-Banuet. 2005. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments* **56**:117-127.

Mooney, H.A., S.H. Bullock y E. Medina. 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.

Morales-Zárate, M.V., F. Arreguín-Sánchez, J. López-Martínez y S.E. Lluch-Cota. 2005. Ecosystem trophic structure and energy flux in the northern Gulf of California, Mexico. *Ecological Modelling* **174**:331-346.

Murphy, P.G., y A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:67-88.

Naeem, S. 2000. Autotrophic-heterotrophic interactions and their impacts on biodiversity and ecosystem functioning, en A.P. Kinzig, S.W. Pacala y D. Tilman (eds.), *The functional consequences of biodiversity*. Princeton University Press, Princenton, pp. 120-150.

Noguez, A.M., H.T. Arita, A.E. Escalante, L.J. Forney, F. García-Oliva *et al.* 2005. Microbial macroecology: Highly structured prokaryotic soil assemblages in a tropical deciduous forest. *Global Ecology and Biogeography* **14**:241-248.

Núñez, R., B. Miller y F. Lindzey. 2002. Ecología del jaguar en la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México, en R.A. Medellín, C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. Crawshaw, A. Rabinowitz *et al.* (eds.), *El jaguar en el nuevo milenio*. UNAM-Wildlife Conservation Society-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 107-126.

Nutman, P.S. 1976. *Symbiotic nitrogen fixation in plants*. Cambridge University Press, Cambridge.

Ollivier, B., y M. Margot (eds.). 2005. *Petroleum microbiology*. ASM Press, Washington, D.C.

Oyama, K., M. Pérez-Pérez, P. Cuevas-Reyes y R. Luna-Reyes. 2003. Regional and local species richness of gall-forming insects in two tropical rain forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **19**:595-598.

Pake, C.E., y D.L. Venable. 1996. Seed banks in desert annuals: Implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology* **77**:1427-1435.

Park, A.D. 2001. Environmental influences on post-harvest natural regeneration in Mexican pine-oak forests. *Forest Ecology and Management* **144**:213-228.

Parmesan, C., y G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**:37-42.

Parra-Tabla, V., y S.H. Bullock. 1998. Factors limiting fecundity of the tropical tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* **14**:615-627.

Pavón, N.P., O. Briones y J. Flores-Rivas. 2005. Litterfall production and nitrogen content in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments* **60**:1-13.

Pawlowski, J., M. Holzmann, C. Berney, J. Fahrni, A.J. Gooday *et al.* 2003. The evolution of early Foraminifera. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**:11494-11498.

Paz, H., S. Mazer y M. Martínez-Ramos. 1999. Effects of seed mass and environmental factors on seedling emergence within seven species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* **80**:1594-1606.

Paz, H., y M. Martínez-Ramos. 2003. Seed size and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* **84**:439-450.

Paz, H., S. Mazer y M. Martínez-Ramos. 2005. Comparative ecology of seed mass in *Psychotria* (Rubiaceae): Effects of seed in early performance. *Functional Ecology* **19**:707-718.

Pedroche, F.F., K.M. Dreckmann, A.G. Sentíes y R. Margáin-Hernández. 1993. Diversidad algal en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* **XLIV** (especial):69-92.

Peña-Ramírez, V.M., y C. Bonfil. 2003. Efecto del fuego en la estructura poblacional y la regeneración de dos especies de encinos (*Quercus liebmanii* Oerst. y *Quercus magnolifolia* Née) en la región de la Montaña (Guerrero), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **72**:5-20.

Peretó, J. 2005. Controversies on the origin of life. *International Microbiology* **8**:23-31.

Pérez-García, E.A., y J.A. Meave. 2004. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *Journal of Biogeography* **33**:438-447.

Pérez-Salicrup, D.R. 2001. Effect of liana cutting on tree regeneration in a liana forest in Amazonian Bolivia. *Ecology* **82**:389-396.

Pérez-Salicrup, D.R., V.L. Sork y F.E. Putz. 2001. Lianas and trees in a liana forest of Amazonian Bolivia. *Biotropica* **33**:34-47.

Perry, J.J.P. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Oregon.

Petchey, L., y K.J. Gaston. 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecological Letters* **9**:741-758.

Peters, E.M., C. Martorell y E. Ezcurra. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammilaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* **72**:593-601.

Peterson, A.T., M.A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón *et al.* 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* **416**:226-228.

Philippot, P., M.V. Zuilen, K. Lepot, C. Thomazo, J. Farquhar *et al.* 2007. Early archaen microorganisms preferred elemental sulfur, not sulfate. *Science* **317**:1534-1537.

Pimienta-Barrios, E., E. Pimienta-Barrios y P.S. Nobel. 2004. Ecophysiology of the pitayo of Querétaro (*Stenocereus queretaroensis*). *Journal of Arid Environments* **59**:1-17.

Pineda, F. 2007. *Morfología de plántulas en la selva seca de Chamela: divergencias entre pares congenéricos especialistas en hábitats húmedos* vs. *secos*. Tesis de maestría, posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, México.

Piñero, D., M. Martínez-Ramos y J. Sarukhán. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and sensitivity analysis of its finite population growth rate. *Journal of Ecology* **72**:977-992.

Piñero, D., M. Martínez-Ramos, A. Mendoza, E. Álvarez-Buylla y J. Sarukhán. 1986. Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes* **30**:108-116.

Poorter, L., S.J. Wright, H. Paz, D.D. Ackerly, R. Condit *et al.* 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology* **89**:1908-1920.

Popma, F., y F. Bongers. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* **4**:625-632.

Press, M.C., y J.D. Graves. 1995. *Parasitic plants*. Chapman & Hall, Nueva York.

Press, M.C., y G.K. Phoenix. 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* **166**:737-751.

Putz, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* **65**:1713-1724.

Quintana-Ascencio, P.F., M. González-Espinosa y N. Ramírez-Marcial. 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and seedlings growth of *Quercus crispipilis* in successional forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **119**:6-18.

Quintana-Ascencio, P.F., M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Vázquez y M. Martinez-Ico. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* **28**:192-209.

Raunkaier, C.C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford.

Reich, P.B., M.B. Walters y D.S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academic of Sciences* **94**:13730-13734.

Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre y A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environment* **64**:549-585.

Rezende, E.L., P. Jordano y J. Bascompte. 2007. Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos* **116**:1919-1929.

Riba, R. 1998. Pteridofitas mexicanas: distribución y endemismo, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 369-376.

Ricaño-Rocha, A. 2007. *Morfología aérea y subterránea de plántulas tropicales: variación a lo largo del gradiente*

sucesional en campos abandonados en una selva alta. Tesis de maestría, posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, México.

Rico-Gray, V. 1989. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. *Biological Journal of the Linnean Society* **38**:73-181.

Rico-Gray, V., y L.B. Thien. 1989. Effect of different ant species on reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae). *Oecologia* **81**:487-489.

Rico-Gray, V., y L.S.L. Sternberg. 1991. Carbon isotopic evidence for seasonal change in feeding habits of *Camponotus planatus* Roger (Formicidae) in Yucatán, Mexico. *Biotropica* **23**:93-95.

Rico-Gray, V., y J.G. García-Franco. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* **3**:617-624.

Rico-Gray, V., M. Palacios-Ríos, J.G. García-Franco y W.P. MacKay. 1998. Richness and seasonal variation of ant-plant associations mediated by plant-derived food resources in the semiarid Zapotitlán Valley, Mexico. *American Midland Naturalist* **140**:21-26.

Riches, C.R., y C. Parker. 1995. Parasitic plants as weeds, en M.C. Press y J.D. Graves (eds.), *Parasitic plant*. Chapman & Hall, Nueva York, pp. 226-249.

Rincón, E., y P. Huante. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees: Structure and Function* **7**:202-207.

Rivas-Arancibia, S.P., C. Montaña, J.X. Velasco Hernández y J.A. Zavala-Hurtado. 2006. Germination responses of annual plants to substrate type, rainfall, and temperature in a semi-arid inter-tropical region in Mexico. *Journal of Arid Environments* **67**:416-427.

Rocha, M., A. Valera y L.E. Eguiarte. 2005. Reproductive ecology of five sympatric *Agave littaea* (Agavaceae) species in central Mexico. *American Journal of Botany* **92**:1330-1341.

Romero-Duque, L.P., V.J. Jaramillo y A. Pérez-Jiménez. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management* **253**:38-47.

Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monograph* **37**:317-350.

Roy, J., S. Bernard y H.A. Money. 2001. *Terrestrial global productivity*. Academic Press, San Diego.

Ruf, A., y L. Beck. 2005. The use of predatory soil mites in ecological soil classification and assessment concepts, with perspectives for oribatid mites. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **62**:290-299.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.

Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología. UNAM, México, pp. 129-148.

Sánchez-Cordero, V., y R. Martínez-Gallardo. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **14**:139-151.

Sánchez-Gallén, I., y J. Álvarez-Sánchez. 1996. Root productivity in a lowland tropical rain forest in Mexico. *Vegetatio* **123**:109-115.

Sánchez-Gallén, I., y P. Guadarrama. 2003. El papel de las asociaciones micorrízicas en el crecimiento y la competencia de plántulas, en F. Álvarez-Sánchez y E. Naranjo-García (eds.), *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A.C.-Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM, Xalapa, pp. 316.

Saugier, J., B. Roy y H.A. Mooney. 2001. *Terrestrial global productivity*. Academic Press, San Diego.

Schenk, H.J., y R.B. Jackson. 2002. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology* **90**: 480-494.

Schlesinger, W.H. 1997. *Biogeochemistry: An analysis of global change*. Academic Press, San Diego.

Schuppe, W., y D.H. Feener. 1991. Phylogeny, life form, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest, en C.R. Huxley y D.F. Cutler (eds.), *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, pp. 175-197.

Schwartz, M.W., C.A. Brigham, J.D. Hoeksema, K.G. Lyons, M.H. Mills *et al.* 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: Implications for conservation ecology. *Oecologia* **122**:297-305.

Silva-Montellano, A., y L.E. Eguiarte. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. I. Floral characteristics, visitors, and fecundity. *American Journal of Botany* **90**: 377-387.

Smith, T.M., H.H. Shuggart y F.I. Woodward. 1997. *Plant functional types: Their relevance to ecosystem properties and global change*. International Geosphere-Biosphere Programme Book Series, Cambridge University Press, Cambridge.

Sork, V.L. 1993. Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). *Plant Ecology* **107/108**:133-147.

Souza, V., L. Espinosa-Asuar, A.E. Escalante, L.E. Eguiarte, J. Farmer *et al.* 2006. An endangered oasis of aquatic microbial biodiversity in the Chihuahuan desert. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**:6565-6570.

Sterck, F., M. Martínez-Ramos, G. Dyer-Leal y J. Rodríguez-Velázquez. 2003. The consequences of crown traits for the growth and survival of tree saplings in a Mexican lowland rainforest. *Functional Ecology* **17**:194-200.

Styles, B.T. 1998. El género *Pinus*: su panorama en México, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad*

biológica de México: orígenes y distribución. Instituto de Biología, UNAM México, pp. 385-408.

Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest, en M.E. Soulé (ed.), *Conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 330-334.

Thomas, C.D., A. Cameron, R.E. Green, M. Bakkenes, L.J. Beaumont *et al.* 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* **427**: 145-148.

Ting, I.P., E.M. Lord, L.S.L. Sternberg y M.J. DeNiro. 1985. Crassulacean acid metabolism in the strangler *Clusia rosea* Jacq. *Science* **229**: 969-971.

Tinoco Ojanguren, C., y C. Vázquez-Yanes. 1983. Especies CAM en la selva húmeda tropical de Los Tuxtlas, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **45**: 150-153.

Torres-Chávez, M.G., y A.G. Navarro. 2000. Los colibríes de México: brillo de biodiversidad. *Biodiversitas* **28**: 1-6.

Townsend, C.R. 2007. *Ecological aplications: Towards a sustainable world*. Blackwell Publishing, Londres.

Trejo, I., y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* **11**: 2048-2063.

Uribe-Mú, C.A., y M. Quesada. 2006. Preferences, patterns, and consequences of branch removal on the dioecious tropical tree *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) by the insect borer *Oncideres albomarginata chamela* (Cerambycidae). *Oikos* **112**: 691-697.

Valencia, S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**: 33-53.

Valiente-Banuet, A., y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* **79**: 961-971.

Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 103-119.

Valiente-Banuet, A., A.A. Rojas-Martínez, M.C. Arizmendi y P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley. *Journal of American Botany* **84**: 452-455.

Valverde, T., y A. Zavala-Hurtado. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **64**: 193-208.

Van Breugel, M., M. Martínez-Ramos y F. Bongers. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 663-674.

Van Breugel, M., M. Bongers y M. Martínez-Ramos. 2007. Species dynamics during early secondary forest succession: Recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica* **39**: 610-619.

Van Driesche, A., y T.S. Bellows. 1996. *Biological control*. Chapman & Hall, Nueva York.

Vander Wall, S.B. 2002. Masting in animal-dispersed pines facilitates seed dispersal. *Ecology* **83**: 3508-3516.

Vázquez-Yanes, C., y A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**: 69-87.

Vega-Cendejas, M.E., y F. Arreguín-Sánchez. 2001. Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatán Peninsula. *Ecological Modeling* **137**: 119-133.

Viera, D.L.M., y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restauration Ecology* **14**: 11-20.

Voigt, W., y J. Perner. 2004. Functional group interaction patterns across trophic levels in a regenerating and a seminatural grassland, en V.M. Temperton, R.J. Hobbs, T. Nuttle y S. Halle (eds.), *Assembly rules and restoration ecology*. Island Press, Washington, D.C., pp. 156-188.

Walker, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* **6**: 18-23.

Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* **199**: 213-227.

Westoby, M., D.S. Falster, A.T. Moles, P.A. Vesk e I.J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 125-159.

Withgott, J. 1999. Pollination migrates to top of conservation agenda. *BioScience* **49**: 857-862.

Wright, I.J., P.B. Reich, M. Westoby, D.D. Ackerly, Z. Baruch *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821-827.

Wright, I.J., D.D. Ackerly, F. Bongers, K.E. Harms, G. Ibarra-Manríquez *et al.* 2007. Relationships among key dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Annals of Botany* **99**: 1003-1015.

Yáñez-Espinosa, L., T. Terrazas, L. López-Mata y J.L. Valdez-Hernández. 2003. Leaf trait variation in three species through canopy strata in a semi-evergreen Neotropical forest. *Canadian Journal of Botany* **81**: 398-404.

Zambrano, L., M. Scheffer y M. Martínez-Ramos. 2001. Catastrophic response of lakes to benthivorous fish introduction. *Oikos* **94**: 344-350.

Zetina-Rejón, M.J., F. Arreguín-Sánchez y E.A. Chávez. 2003. Trophic structure and flows of energy in the Huizache-Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **57**: 803-815.

Tercera parte

El conocimiento de la variabilidad genética



14 La variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México

AUTOR RESPONSABLE: Daniel Piñero
COAUTORES: Ana Barahona • Luis Eguiarte • Axayácatl Rocha Olivares • Rodolfo Salas Lizana
REVISORES: Píndaro Díaz • Eduardo Morales Guillaumin • Daniel Zizumbo-Villarreal

Contenido

Piñero, D., *et al.* 2008. La variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 415-435.

Resumen

Un aspecto fundamental de la biodiversidad es la variación genética de las poblaciones y las especies. Esta variación puede ser clasificada en cuatro tipos en función de sus consecuencias en la adecuación: variación de alelos letales, deletéreos o neutros, y la asociada con alelos que aumentan la adecuación de sus portadores. Asimismo se pueden dividir los tipos de variación genética en aquellos que estudian rasgos cualitativos (determinados por un *locus*) y los que son cuantitativos.

Este capítulo está dividido en siete partes. La primera se refiere a los diferentes enfoques o escuelas con que se aborda el estudio de la genética en México y su influencia en el estudio de la variabilidad, incluyendo la agricultura, la medicina y la biología de la conservación. La segunda parte trata los estimados de variación en caracteres moleculares; en esta parte se incluyen las preguntas más importantes que se pueden contestar usando marcadores moleculares mediante los estimados de variación como (θ) theta y (π) pi. La tercera tiene que ver con los estimados de variación en caracteres cuantitativos. La cuarta con los estimados sobre la estructura genética. Estos enfoques incluyen estimados como F_{ST}, y pruebas de hipótesis del modelo de aislamiento por distancia. La quinta se ocupa de los enfoques asociados a la teoría de coalescencia y sus aplicaciones tanto en la biología de la conservación como en la teoría evolutiva por medio de estadísticos de resumen y simulaciones de procesos coalescentes bajo supuestos de deriva, selección, escenarios demográficos alternos y distintos modelos de recombinación. La sexta se refiere a los enfoques y métodos de la filogeografía, con los que se pueden hacer inferencias acerca de los escenarios pasados en la historia de estos linajes utilizando la llamada filogeografía estadística. Finalmente se presenta la infraestructura y los grupos de investigación existentes en México para generar información necesaria sobre políticas de apoyo. Este capítulo se complementa con el capítulo 15 de este volumen, que incluye los resultados obtenidos en diversos grupos de especies mexicanas y que muestran también un resumen de los descubrimientos que se han hecho en este campo en especies mexicanas, tanto útiles como claves en su ecosistema y raras o en peligro de extinción.

En este capítulo se proporciona una visión de los enfoques que se han utilizado para estudiar la variación genética en especies de México y sobre las instituciones, acervos, metodologías y enfoques conceptuales que han contribuido a este conocimiento. Durante los últimos años se ha hecho un enorme esfuerzo para ampliar el conocimiento de la estructura genética en poblaciones naturales en México. Estas contribuciones abarcan muy diversos grupos taxonómicos y están asociadas a las diferentes ramas de la genética en México, así como al desarrollo de la infraestructura necesaria para generar la información acerca de la diversidad genética en especies mexicanas. Las preguntas más importantes que se han planteado incluyen la cantidad de variación que hay en poblaciones naturales, la estructuración de esa variación en diversas poblaciones y las consecuencias para la adaptación, la especiación y la extinción que la rareza de especies tiene. Estos estudios han arrojado en muchos casos respuestas que complementan y amplían las conclusiones obtenidas por estudios sistemáticos y taxonómicos de la biodiversidad. Por ejemplo, algunos muestran divergencias genéticas profundas en grupos morfológicamente homogéneos, mientras que otros muestran homogeneidad genética en grupos que a priori se han mantenido separados. En particular, en este capítulo se abordan: *1*] las “escuelas” de genética en México y su influencia en el estudio de la variabilidad; *2*] estimados o parámetros usados para conocer la variación basados en caracteres moleculares; *3*] estimados o parámetros de variación en caracteres cuantitativos; *4*] estimados de los niveles de estructura genética; *5*] filogeografía; *6*] colaescencia y modelos de mutación, y *7*] infraestructura y grupos de investigación.

14.1 Las “escuelas” de genética en México y su influencia en el estudio de la variabilidad

Las escuelas de genética en México se pueden agrupar y distinguir por su relación con la medicina, la agricultura, la conservación o la biotecnología y la genómica. En ellas se han establecido líneas de investigación basadas en la información generada en torno a variación genética, que tratan problemas particulares. La integración de estos grupos de investigación ha sido fundamental para el entendimiento de las especies mexicanas, y su inclusión dentro de grupos que estudian aspectos de interés para la sociedad mexicana ha sido su motivación fundamental.

14.1.1 La introducción del mendelismo en México

Las primeras investigaciones acerca de la herencia biológica en México fueron motivadas por el interés que los naturalistas y los médicos tenían en el papel de la herencia en la determinación de algunos rasgos humanos y, sobre todo, en las enfermedades. Estas investigaciones incluyeron, hacia finales del siglo XIX, el efecto del ambiente en la herencia de las malformaciones, como el consumo de algún tipo de drogas, y la influencia de matrimonios entre parientes.

Durante las primeras décadas del siglo XX, al menos en las publicaciones médicas y en los primeros libros de texto de biología, ya se habla de "leyes de la herencia" o "hipótesis sobre la herencia". Alfonso L. Herrera, considerado el fundador de la biología en México, estableció en 1902 la primera cátedra de biología en México, en la Escuela Normal de Maestros, y en 1904 publicó *Nociones de biología* (Herrera 1904), obra que significó la primera introducción científica a la biología moderna y al darwinismo en México (Ledesma y Barahona 2003).

Sin embargo, este conocimiento no dio lugar a que se iniciara programa alguno de investigación sistemática en genética. No sería sino hasta la década de 1930 cuando la genética realmente se introduce en la agricultura en México, y con mayor fuerza a partir de la década de 1940.

14.1.2 Genética y mejoramiento vegetal

La reforma agraria en el campo mexicano surgida de la Revolución (1910-1917) se expresó en los programas políticos de los gobiernos posrevolucionarios para la recuperación del agro e incluyó la educación agrícola como un detonador importante, fomentándose así la formación de agrónomos y técnicos con la creación de la Escuela Nacional de Agricultura (ENA, actual Universidad Autónoma Chapingo en Texcoco, Estado de México) que en 1907 pasaría a formar parte de la Secretaría de Agricultura y Fomento.[1]

El ingeniero agrónomo Edmundo Taboada Ramírez (1906-1983), egresado de la ENA, fue "el primer técnico mexicano en agronomía que tuvo la oportunidad de hacer estudios de postgrado durante 1932 y 1933 en la Universidad de Cornell, N.Y., sobre genética vegetal, y en la de Minnesota con el doctor E.C. Stackman, en parasitología vegetal" (INIA 1985), específicamente en el chahuixtle del trigo. Desde 1936 se incorporó a la ENA, donde fue uno de los primeros catedráticos de genética vegetal y aplicada y el primer autor en escribir un libro de texto sobre genética general, *Apuntes de genética*, en donde explica de manera muy clara y precisa la teoría cromosómica de la herencia y las leyes de Mendel (Taboada 1938). Taboada desarrolló un método experimental basado en las leyes de la herencia y su mayor contribución fue la creación del denominado maíz "estabilizado". A finales de los años 1940 se contaba con dos programas de mejoramiento del maíz, uno a cargo de Taboada y el otro a cargo de Eduardo Limón en la Estación Experimental de León, Guanajuato.

El grupo encabezado por Taboada, que creó los maíces estabilizados que compitieron favorablemente con los maíces híbridos, se formó y llevó a cabo sus investigaciones en los campos experimentales de la Secretaría de Agricultura fundados en 1933. Este conjunto de campos se convirtió más tarde en el Departamento de Campos Experimentales (DCE), y hacia finales de los cuarenta, en el Instituto de Investigaciones Agrícolas (IIA) (Barahona y Gaona 2001; Barahona *et al.* 2003).

Al comenzar la década de 1940 se formó otro grupo de investigadores mexicanos en agricultura integrados en el llamado Programa Agrícola Mexicano, mediante una colaboración entre el gobierno de nuestro país y la Fundación Rockefeller de Estados Unidos.[2]

El Programa Agrícola Mexicano se puso en marcha en 1943 con la finalidad principal de desarrollar investigación básica sobre métodos y materiales de utilidad para incrementar los cultivos básicos, y dar mayor énfasis a la formación y adiestramiento de profesionales. Surgió así en 1944 la Oficina de Estudios Especiales (OEE) que se dedicó principalmente al mejoramiento del maíz y el trigo, así como a la introducción de un paquete tecnológico de insumos y prácticas, semillas mejoradas, fertilizantes químicos, insecticidas y herbicidas, y riego, elementos necesarios para explotar el rendimiento de nuevas variedades mejoradas genéticamente. Esta revolución en la producción agrícola fue exportada más tarde a otros países en desarrollo (Fitzgerald 1994).[3]

Finalmente, en 1960 ambos grupos se unieron para formar el Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA). En 1963 fue creado el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) en Texcoco, Estado de México, gracias al apoyo de la Fundación Rockefeller y de la Fundación Ford, y como producto de las investigaciones llevadas a cabo por la OEE y el INIA. El CIMMYT es un centro líder en innovación de maíz y trigo, y en el desarrollo de tecnología y conocimiento práctico tendientes a incrementar la productividad de los sistemas agrológicos y el desarrollo sustentable.[4]

14.1.3 Institucionalización de la genética

En 1960 Alfonso León de Garay fundó el Programa de Genética y Radiobiología como parte de la Comisión Nacional de Energía Nuclear (creada en 1956), cuyos principales objetivos eran, por un lado, el estudio de los efectos de las radiaciones en la salud humana, y por otro, el estudio de diversos aspectos específicos del proceso hereditario, desde el nivel molecular hasta la genética de poblaciones (De Garay 1960). La primera cátedra en genética fue establecida en 1961 en la Facultad de Ciencias de la UNAM, como parte de las labores docentes del programa, misma que fue rápidamente extendida a otras universidades como la Autónoma de Puebla en 1963. En 1966 fue creada la Sociedad Mexicana de Genética que impulsó la consolidación de la genética humana, la genética molecular y la genética de poblaciones. En 1972 se creó el Instituto Nacional de Energía Nuclear que en 1979 se convirtió en el Instituto Nacional de Investigaciones Nucleares (ININ), donde se desarrolló inicialmente la genética de poblaciones de *Drosophila* spp.

Uno de los proyectos más importantes del Programa de Genética y Radiobiología fue el emprendido en 1974 en colaboración con Theodosius Dobzhansky, denominado "Population genetics of Mexican *Drosophila*", que marcó el desarrollo de la genética de poblaciones dentro del programa en el ININ. Dobzhansky trataba de entender las bases ecológicas de la variación genética en las poblaciones naturales de *Drosophila pseudoobscura*, y la relación entre la cantidad de variación genética presente en las poblaciones y su tasa de evolución (Dobzhansky *et al.* 1975). Este programa fue adoptado por investigadores mexicanos como María Esther de la Rosa, Judith Guzmán Rincón, Olga Olvera y Víctor Manuel Salceda Sacanelles, quienes colaboraron con el grupo de Dobzhansky por varias décadas.

La investigación en genética de poblaciones en comunidades mestizas e indígenas usando marcadores genéticos, como isoenzimas y otras proteínas estructurales, comenzó entre los años 1960 y 1970 (Salazar-Mallén *et al.* 1952; De Garay 1963; Lisker 1981). La investigación genética médica en México estuvo ligada principalmente a los centros de salud, en donde Antonio Velázquez (Velázquez-Arellano *et al.* 1986) y Rubén Lisker (Lisker 1981) hicieron contribuciones muy importantes.

El primer centro mexicano para la investigación en genética humana fue la Unidad de Investigación de Genética Humana del IMSS, fundada en 1966, cuyas contribuciones más importantes han sido el desarrollo de nuevos métodos de bandeo cromosómico y los estudios sobre los efectos de la malnutrición en los cromosomas (Armendares *et al.* 1971). En 1968 se creó la Asociación Mexicana de Genética Humana, y el primer programa de posgrado en genética médica se estableció en 1969 en la Unidad de Investigación en Genética Humana del Hospital Pediátrico dependiente del Centro Médico Nacional del Instituto Mexicano del Seguro Social (Salamanca y Armendares, 1995). Esta área se ha desarrollado en diferentes instituciones y uno de los resultados de ello es que, en 2003, México fue el primer país latinoamericano en crear un Instituto Nacional de Medicina Genómica (Inmegen).

En el área de biología molecular sobresalen los trabajos pioneros de Luis Herrera-Estrella, quien ha destacado por sus estudios sobre la transformación genética en plantas (Herrera-Estrella *et al.* 1983) y Francisco Bolívar, quien desarrolló métodos para producir proteínas recombinantes humanas en bacterias (Bolívar *et al.* 1977) y fue el responsable del desarrollo de nuevas herramientas moleculares para la clonación y expresión del ADN en *Escherichia coli* (Itakura *et al.* 1977). Por último, el área de la biología molecular fue desarrollada en México, principalmente en el Centro de Investigación y de Estudios Avanzados (Cinvestav) y en la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). En 1973 fue fundado el primer Departamento de Biología Molecular en el Instituto de Investigaciones Biomédicas de la UNAM, y posteriormente, debido al rápido desarrollo de la genética molecular y sus aplicaciones en la biotecnología, en 1982 se fundó el Centro de Investigaciones en Genética y Biotecnología en la UNAM, mismo que fue transformado en 1991 en el Instituto de Biotecnología, en donde se desarrollan diversas disciplinas relacionadas con la ingeniería celular, la biología del desarrollo, la biología molecular de plantas, así como la microbiología y la medicina moleculares, entre otras. Por otro lado, en 1975 fue fundado el Departamento de Genética y Biología Molecular del Cinvestav, donde se desarrollan líneas de investigación sobre la regulación y la expresión genética en modelos bacterianos y sistemas eucariontes, biología molecular de la respuesta inmune, de las enfermedades hereditarias y del cáncer, neurobiología, y genética de poblaciones. Posteriormente se fundaron unidades de investigación en varias de estas líneas en algunos de los centros públicos de investigación, como el Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán (CICY), el Instituto de Ecología, A.C., en Xalapa (IE-X) y el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (Cibnor), que junto con varios grupos creados en algunas universidades estatales (de Guanajuato, de Guadalajara y Autónoma de Baja California Sur) han

hecho posible un crecimiento vigoroso de la genética en México.

La genética de la conservación, que en otras partes del mundo había comenzado en la década de los años ochenta del siglo XX, se inició formalmente en México con la publicación por Coello *et al.* (1993) de un trabajo que mostraba que no había variación genética en la rarísima especie *Lacandonia schismatica*. Durante los siguientes años esta área del conocimiento se ha estado desarrollando notablemente en el país y los resultados de esos trabajos forman la parte fundamental de la revisión que se presenta en el capítulo 15 de este volumen.

14.2 Estimados de la variación con caracteres moleculares

Los enfoques que se han usado para entender la variación genética en especies mexicanas incluyen isoenzimas, polimorfismos de fragmentos de restricción (RFLP, por sus siglas en inglés), polimorfismos de ADN amplificados aleatoriamente en mayor o menor grado (RAPD y AFLP), repetidos de secuencias internas (ISSR, por sus siglas en inglés), microsatélites y secuencias de ADN.

La elección de los marcadores ha dependido de varios factores, como el tipo de pregunta y algunas de las características de marcador como tipo de herencia y, de manera secundaria, de la facilidad en su uso y costo. Sin duda la elección de los marcadores debe estar guiada por el modelo de mutación al que se ajustan y por ello a los algoritmos de inferencia de los parámetros genéticos. Por ejemplo, los datos basados en isoenzimas se ajustan a un modelo de alelos infinitos, mientras que los datos de secuencia de ADN usan un modelo de sitios infinitos.

Adicionalmente las preguntas que se han respondido con estos marcadores incluyen: ¿cuál es la magnitud, distribución y dinámica de los acervos silvestres de plantas domesticadas?, ¿cuáles han sido los centros de origen y diversificación de las especies cultivadas de plantas mexicanas?, ¿cuál es la mejor estrategia de conservación de la variación genética en especies cultivadas, especies raras o en peligro de extinción en México?, ¿cuál ha sido el tamaño histórico efectivo de la población de especies raras, claves o útiles y cómo se puede usar esa información para concebir el tamaño efectivo viable de las poblaciones?, ¿cuál es la asociación de parentesco entre animales y/o plantas de una población particular?, ¿cuál es la asociación entre los haplotipos o genotipos de especies patógenas y su grado de virulencia? El capítulo 15 de este volumen muestra muchos de los estudios que se han llevado a cabo en México para responder estas preguntas.

Los estimados que normalmente se utilizan para evaluar la variación genética incluyen la heterocigosis esperada, el polimorfismo, π y θ (Gillespie 2004; Hedrick, 2005; Hartl y Clark 2006). Estos estimados se han desarrollado para todos los marcadores aunque algunos de ellos, como la heterocigosis observada, no pueden estimarse usando métodos tradicionales con marcadores que muestran dominancia como los RAPD, AFLP o ISSR. Por ello se han desarrollado métodos bayesianos para estimar los estadísticos F_{IS} y F_{ST} de Wright (Holsinger *et al.* 2002; Holsinger y Wallace 2004).

Los valores de π tienen la característica de ser estimados de la heterocigosis en el nivel nucleotídico (Hedrick, 2005), es decir, pueden ser interpretados como la heterocigosis esperada. Su método de estimación toma en cuenta la distancia que hay entre dos secuencias de ADN como el número de diferencias y lo corrige multiplicándola por las frecuencias de ambas secuencias. La suma de ese estimado para todas las combinaciones posibles de pares de secuencias es π. Otro estimado de la diversidad genética en el nivel nucleotídico es el número de sitios segregantes *S*. El número de sitios segregantes es una manera muy precisa de estimar la variación, siempre y cuando el modelo de mutación sea de sitios infinitos y como consecuencia no haya homoplasia. Estos estimados pueden extrapolarse a secuencias de aminoácidos de forma sencilla. Existen otros estimadores que están empezando a usarse y que consideran la distribución del número de sitios de nucleótidos con 1,2,3...n muestras (Wakeley 2008).

14.3 Estimados de la variación de caracteres cuantitativos

Muchos de los caracteres clave en el proceso evolutivo, en la agricultura o en la virulencia de un patógeno, son caracteres cuantitativos. El estudio de esta variación está conceptual y metodológicamente separado del resto de la genética evolutiva. Existen muy pocos estudios de este tipo de caracteres tanto en especies de importancia agronómica como en especies silvestres en México. Estos estudios han mostrado que existen niveles significativos de heredabilidad que garantizan una respuesta a la selección tanto natural como artificial. Algunos ejemplos de estudios de genética de poblaciones recientes en México incluyen análisis sobre el comportamiento de defensa de

las abejas (Guzmán-Novoa *et al.* 2005), la identificación de genes de tolerancia al frío en maíz (Frachebaud *et al.* 2002), la determinación del número de genes que afectan el tamaño de la semilla y la concentración de minerales y taninos en frijol usando loci de rasgos cuantitativos (QTL por sus siglas en inglés) (Guzmán-Maldonado *et al.* 2003) y la variación genética en el costo y el beneficio de la herbivoría en toloache (Fornoni *et al.* 2004). La profundización en aspectos que tienen que ver con el número de genes que afectan un carácter y la asociación que la genética cuantitativa debe de tener con la genética del desarrollo y la genómica están por desarrollarse en México, y por ello se requiere apoyarlos decididamente.

14.4 Estimados de la estructura genética

14.4.1 Introducción

Dentro de la teoría de genética de poblaciones (que estudia los patrones y causas de la diversidad genética en las poblaciones) existen conceptos que descomponen la variación genética en diferentes factores. Hay una cantidad muy grande de métodos descritos en la literatura sobre genética de poblaciones para estimar la diferenciación y la estructura genéticas. Las distintas medidas de estructura genética están relacionadas entre sí, y se basan en analizar las diferencias en las frecuencias alélicas. Las pruebas más sencillas simplemente comparan estadísticamente estas últimas. Otros métodos se basan en estimar la proporción de variación genética que se encuentra dentro y entre las poblaciones, usualmente empleando el estadístico F_{ST} o sus análogos, que permiten comparar de manera clara y cuantitativa la diferenciación existente entre poblaciones de distintas especies. Estos estimadores tienen en principio la ventaja adicional de que nos pueden dar el estimado conjunto de la importancia de la deriva génica y el flujo génico, es decir, el número efectivo de migrantes por generación, o *Nm*. Por último, hay diferentes posibles medidas de "distancia genética" entre pares de poblaciones. La más conocida es la distancia genética de Nei, que refleja el número de sustituciones nucleotídicas en el ADN, y que como se ha usado ampliamente en diferentes grupos de organismos, permite comparaciones a distintos niveles (entre poblaciones, entre variedades o subespecies, entre especies). Adicionalmente podemos utilizar las distancias genéticas entre pares de poblaciones para reconstruir las genealogías de poblaciones, ya sea mediante métodos de agrupamiento como el *Unweighted Pair-Groups Method with Arithmetic Averages* (UPGMA) o *Neighbor-joining*, o usar estas distancias en análisis de aislamiento por distancia, graficando las distancias genéticas pareadas como función de la distancia geográfica que separa a las poblaciones, bajo el supuesto de que las diferencias genéticas se incrementan con la distancia que las separa, con una transformación logarítmica y usualmente analizando la confiabilidad con una prueba de Mantel. Veamos con mayor detalle algunos puntos para cada posible metodología. También veremos otros puntos relacionados con la estructura genética, como la estimación de la endogamia, el grado de clonalidad y otros métodos finos, como las autocorrelaciones. Para detectar diferencias estadísticas significativas en las frecuencias alélicas entre las poblaciones se pueden realizar diferentes pruebas estadísticas equivalentes; la más comúnmente usada es la prueba de heterogeneidad en las frecuencias alélicas de Workman y Niswander (1970) basada en una χ^2 (Hedrick 2005).

14.4.2 Estadísticos *F* de Wright y estimadores análogos

Wright (1951) introdujo un método para partir el coeficiente de endogamia en una población subdividida (F_{IT}) entre el componente debido a apareamientos no aleatorios dentro de poblaciones (F_{IS}) y la subdivisión entre poblaciones (F_{ST}). Así, la endogamia total tendría un componente generado por la cruza entre parientes dentro de una población (F_{IS}) y otro por el balance entre deriva génica y flujo (F_{ST}). La definición original de Wright se basaba en el coeficiente de endogamia. Así, los estadísticos *F* pueden ser vistos como la correlación entre genes homólogos tomados de un nivel de la subdivisión en relación con cualquier otro nivel superior: la correlación entre los genes de los individuos (I) y los de la población total (T) es representada por F_{IT}, que corresponde a la endogamia total. La correlación entre los genes de los individuos y los de la subpoblación (S) es representada por F_{IS}, mientras que la correlación entre los genes de la subpoblación y los de la población total está representada por F_{ST} (Excoffier 2001), que es igual a la probabilidad de que dos alelos idénticos por descendencia (*identical by descent*) se combinen en un cigoto, o autocigosis. Los estadísticos *F* se relacionan entre sí de la siguiente manera: $(1 - F_{IT}) = (1 - F_{ST})(1 - F_{IS})$ y por lo tanto

$$F_{ST} = \frac{F_{IT} - F_{IS}}{1 - F_{IS}}.$$

La estimación de la F_{ST} es más fácil de visualizar siguiendo la definición de Nei (1973), quien considera la probabilidad de heterocigosis en función de la autocigosis:

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T},$$

donde H_T es el promedio de la heterocigosis esperada en la población total para todos los loci y H_S es el promedio de la heterocigosis esperada dentro de subpoblaciones para todos los loci. F_{ST} mide la reducción en la heterocigosis debida a diferenciación genética entre poblaciones. También se puede definir la F_{ST} en términos de las varianzas en las frecuencias alélicas entre las poblaciones:

$$F_{ST} = \frac{\mathrm{var}(p)}{p(1-p)};$$

cuanto mayor haya sido la deriva génica, mayor será la varianza en las frecuencias alélicas entre poblaciones.

La F_{ST} ofrece dos atractivos: se ha calculado en gran cantidad de organismos, por lo cual se facilita su comparación; además, su interpretación es sencilla: si es de 0, indica que las frecuencias alélicas son iguales en todas la poblaciones, no ha habido diferenciación (*i.e.*, $Ht = Hs$). El máximo posible es de 1, cuando cada población está fija en alelos diferentes (*i.e.*, $Hs = 0$). La otra ventaja es que, como discutimos más adelante, a partir de la F_{ST} se puede obtener una aproximación de *Nm* si se ha llegado al equilibrio. Es importante tener cuidado al interpretar la F_{ST} en comparaciones entre especies, ya que los muestreos en distintos estudios pueden ser muy diferentes: algunos se realizan en una sola localidad, comparando partes de una población o manchones de individuos aislados por metros, mientras que en otros estudios se comparan poblaciones separadas por cientos o incluso miles de kilómetros. Ciertamente, aunque la diferenciación depende de los detalles de la biología e historia de cada especie, en los estudios que contemplan una menor área geográfica se puede esperar menor diferenciación medida como F_{ST} que en estudios que abarcan un área muy grande.

Existen diversas formas de calcular la F_{ST} y sus equivalentes. Wright (1951) la definió solo para un locus con dos alelos. Nei (1973) amplió la definición para poder incluir un número ilimitado de alelos por loci, en términos de la comparación de la heterocigosis como vimos antes, y la llamó G_{ST}. Posteriormente, Cockerham (1973), Weir y Cockerham (1984) y Weir (1996) desarrollaron un algoritmo que hace una partición de la varianza análoga a un análisis de varianza, y esta estimación se ha llamado coeficiente de coancestría o θ (Weir y Cockerham 1984), y tiene la ventaja de estar menos sesgado que las otras dos estimaciones, de forma tal que permite manejar de manera más adecuada diferencias en el número de individuos y loci entre localidades. Asimismo se han desarrollado métodos de estimación de F_{ST} para marcadores moleculares dominantes como RAPD, AFLP e ISSR (Holsinger y Wallace 2004). Más recientemente, Excoffier *et al.* (2005) han generalizado el método anterior en el AMOVA (*Analysis of Molecular Variance*), que tiene menos requerimientos estadísticos y resulta menos sesgado que una estimación de F_{ST} normal, que se puede estimar a varios niveles y es especialmente útil para datos dominantes (como RAPD) (Excoffier 2001). Para otros modelos de mutación, como el *stepwise mutation model*, que se supone siguen los microsatélites, se han propuesto otras medidas, como la R_{ST} de Slatkin (1995), o para otros datos tipo secuencias, como la N_{ST} (Lynch y Crease 1990).

14.4.3 Flujo génico

El flujo génico o migración se refiere a todos los mecanismos que resultan en el movimiento de genes de una población a otra. Puede referirse al restablecimiento del flujo génico posterior a procesos de extinción y recolonización de poblaciones (Slatkin 1985). Durante un tiempo se sugirió que el flujo génico en general era muy restringido y de poca importancia evolutiva (Levin 1981). Sin embargo, al estimar el flujo génico en distintas especies se ha observado que los niveles pueden ser bastante altos (Rieseberg y Burke 2001) y que pueden actuar como una fuerza que mantiene la cohesión entre las poblaciones de una especie. El flujo génico es un importante componente de la estructura poblacional, ya que sus patrones y niveles determinan hasta qué grado cada población de una especie es una unidad evolutiva independiente (Slatkin 1994). La tasa de movimiento de genes de una población a otra afecta de manera importante a las especies. La cantidad de flujo génico necesaria para prevenir la evolución independiente de las poblaciones de una especie dependerá de las otras fuerzas evolutivas.

Una medida que resulta fácil de calcular y conceptualmente útil es la *Nm*, que es la multiplicación del tamaño efectivo (N_e) por la tasa de migración (m), y nos habla del número de "migrantes efectivos". Si *Nm* o el número de migrantes efectivos es mayor que 1, teóricamente el flujo génico supera los efectos de la deriva génica y previene la

diferenciación local. Si Nm es menor que 1 entonces se puede decir que la deriva actúa independientemente en cada una de las poblaciones, y si es mayor de 4 entonces las poblaciones se comportan como una gran población más o menos panmíctica. No hay que olvidar que los valores calculados de Nm dependen directamente de nuestra estimación de la F_{ST} y la estimación final de Nm reflejará los errores del sesgo que haya en la estimación de la F_{ST} (Whitlock y McCauley 1999).

14.4.4 Métodos directos para estimar el flujo génico

Se basan en observaciones o experimentos que miden el grado de dispersión de gametos o individuos para tratar de estimar de estos datos ecológicos y demográficos directamente la tasa de migración (m). Por ejemplo, la dispersión de individuos o gametos marcados y la captura y recaptura de individuos marcados. Un método alternativo que permiten los marcadores moleculares es hacer un análisis de parentesco que pueda identificar padres y después cuantificar el patrón del movimiento de genes. Los análisis de parentesco nos permiten estimar la distribución de las distancias de dispersión y examinar el movimiento de genes por polen y semilla (Eguiarte *et al.* 1993) dentro de una población. Las estimaciones obtenidas con este tipo de datos no pueden ser interpretados directamente como flujo génico entre poblaciones, ya que mide la migración dentro de un área determinada, que no es necesariamente una población y no miden el flujo entre poblaciones. Tampoco pueden ser interpretados como flujo génico en una escala evolutiva, sino solo como flujo génico que ocurre en el periodo en el que se midió, lo que involucra generalmente uno o pocos eventos reproductivos. Las medidas directas de dispersión no necesariamente reflejan el movimiento de genes, porque no se sabe si el migrante se reproduce exitosamente (Whitlock y McCauley 1999). Adicionalmente, estos métodos subestiman la frecuencia de la dispersión a larga distancia, ya que puede ser difícil detectarla, y obviamente no estiman la importancia de extinciones y recolonizaciones como una fuente de flujo génico (Slatkin 1985). Por último, estas estimaciones están limitadas en el tiempo y no reflejan eventos raros que pueden ser muy importantes. Aun así, estas estimaciones pueden ayudar a tener una idea global de la situación actual de la migración para compararla con otras estimaciones genéticas que hacen promedios históricos, como F_{ST}.

14.4.5 Métodos indirectos para estimar el flujo génico

Los métodos indirectos se basan en el análisis de la distribución espacial de alelos en las poblaciones y de esta manera se hacen inferencias de los niveles o patrones de flujo génico en las poblaciones (Slatkin 1985). La mayoría de los modelos teóricos de flujo génico surgen de los conceptos desarrollados por Sewall Wright, basados en poblaciones continuas, y utilizan un enfoque de aislamiento por distancia o en poblaciones que funcionan como islas que se diferencian por mutación y deriva génica (Wright 1943). El modelo usado comúnmente para estimar flujo génico es el modelo de islas infinitas (*infinite islands model*) de Wright (1951). Este modelo considera condiciones en equilibrio entre un número infinito de islas o subpoblaciones de igual tamaño, que intercambian migrantes entre cualquiera de las islas con la misma probabilidad a una tasa constante. Las poblaciones pueden ser tratadas como réplicas y el modelo se puede caracterizar con solo dos parámetros: tamaño poblacional (N) y tasa de migración (m). La importancia de la deriva génica es proporcional a $1/N$, mientras que la importancia del flujo génico es proporcional a m (Slatkin, 1985). Por su parte, en el modelo de *stepping-stone*, introducido por Kimura (1953), las poblaciones se localizan en una especie de enrejado de una, dos o tres dimensiones y los individuos solo pueden moverse entre poblaciones adyacentes, pero los resultados del equilibrio, aunque análogos a los del modelo de Wright, son más complicados y menos generales.

Para estimar el flujo génico con un método indirecto usualmente se emplea la fórmula de Wright (1951), cuando la F_{ST} llega al equilibrio entre deriva génica y migración en el modelo de islas infinitas:

$$F_{ST} \approx \frac{1}{4Nm + 1};$$

despejando,

$$Nm \approx \frac{1 - F_{ST}}{4}.$$

De acuerdo con este modelo, Wright encontró que una tasa de migración >1 en cada generación es suficiente para contrarrestar la diferenciación genética debida a deriva génica. Crow y Aoki (1984) encontraron que, considerando la mutación y un número finito de islas (modelo

de n islas), donde el equivalente para alelos múltiples de F_{ST} es G_{ST} de Nei (1973), se puede concluir que

$$G_{ST} \approx \frac{1}{4Nm\alpha + 1},$$

donde

$$\alpha = \left(\frac{n}{n-1}\right)^2,$$

y n es el número de subpoblaciones. Slatkin y Barton (1989) señalan que esta estimación de Nm a partir de la F_{ST} es uno de los métodos más sólidos. Esta es la fórmula que generalmente se utiliza para estimar indirectamente Nm. Sin embargo, la utilidad de estos métodos ha sido severamente cuestionada en artículos como los de Whitlock y McCauley (1999) y Neigel (2002), ya que la inferencia supone un número infinito de poblaciones, que el flujo génico no es afectado por la distancia geográfica y que cada población está en un equilibrio entre migración y deriva. Adicionalmente, Pearse y Crandall (2004) han propuesto una ruta analítica cuando se trata de hacer análisis para conservación que va más allá de F_{ST}.

Otro método para estimar Nm es el de "alelos privados" (Slatkin 1981). Sin embargo, diversas simulaciones han demostrado que el método de alelos privados es más sensible a errores en la recolección de datos (Slatkin y Barton 1989).

14.4.6 Distancias genéticas

Los índices de distancia genética se calculan entre pares de poblaciones y pretende describir el grado de diferencia genética entre estas dos poblaciones. Así, se puede calcular directamente la F_{ST} entre dos poblaciones y usarse como distancia genética, o utilizar la estimación de Nm (M en la nomenclatura de Slatkin (1993, 1994)). Existen adicionalmente una infinidad de índices de distancia genética, muchos de ellos diseñados originalmente para análisis cuantitativo de datos multivariados. Nei (1987, págs. 208 a 253) hace una revisión de esta extensa literatura.

La medida de distancia genética más usada es la distancia de Nei (1973, 1977). Este índice pretende estimar el número de mutaciones que a nivel nucleotídico se han acumulado en las secuencias de dos linajes a partir del tiempo que ha transcurrido desde su divergencia original. La idea (Nei 1987) es que los diferentes alelos (o la presencia o ausencia de los loci en el caso de marcadores basados en PCR, como RAPD, AFLP u OSSR) es originada gracias a que un codón (o una base nucleotídica en el caso de marcadores relacionados con el PCR) es distinto. Por lo tanto, a partir de datos de frecuencias alélicas debería ser posible calcular estadísticamente el número promedio de las diferencias en los codones o en las bases nucleotídicas por locus. Dado que este número es una medida directa de las diferencias genéticas entre dos poblaciones, se le considera como una medida de distancia genética (Nei 1973). Así, el promedio en el número neto de sustituciones nucleotídicas, D, estaría dado por $D = -\log_e I$, donde I (la identidad genética) es igual a

$$\frac{J_{xy}}{(J_x J_y)^{1/2}},$$

y $J_x = \sum x_i^2$ (la sumatoria de las frecuencias alélicas al cuadrado en la población 1), $J_y = \sum y_i^2$ (la sumatoria de las frecuencia alélicas al cuadrado de la población 2), y J_{xy} es igual a la sumatoria del producto, para cada alelo, de las frecuencia alélicas en la población 1 multiplicada por la frecuencia alélica de ese mismo alelo en la otra población. Si las frecuencias alélicas son las mismas, $J_x = J_y$, y la I equivale a 1 (esto es, la identidad máxima posible), mientras que si no comparten ninguno de los alelos, las J_{xy} van a ser 0, y en consecuencia la I equivale a 0 (que implica la identidad mínima posible). La D por lo tanto toma valores de 0, si son idénticas las poblaciones, a infinito, si son completamente diferentes. Si no ha pasado mucho tiempo, digamos que menos de un millón de años (Nei, 1987), $D = \alpha t$, donde α es igual a la tasa de mutación por locus por años. Nei sugiere que si la α del marcador genético es 10^{-7}, el tiempo de separación entre dos poblaciones sería $t = 5 \times 10^6 D$ (Nei 1987).

14.4.7 Aislamiento por distancia

Con el fin de saber si una especie sigue un modelo de aislamiento por distancia, es decir, si existe una correlación entre las distancias geográficas y las genéticas entre los distintos pares de poblaciones (Wright 1943), se puede hacer una comparación formal con, por ejemplo, una prueba de Mantel (1967). La distancia genética puede ser directamente la distancia genética de Nei, o con las estimaciones de Nm pareadas (M) en logaritmo que recomienda Slatkin (1993, 1994) o seguir la sugerencia de Rousset (2001) y graficar

$$\frac{F_{ST}}{1 - F_{ST}}.$$

Independientemente de la distancia genética empleada y su estandarización, la idea es la misma: si hay una correlación significativa entre las distancias geográfica y genética, existe evidencia de aislamiento por distancia (Slatkin 1994; Rousset 2001).

14.4.8 Inferencia de estructura y proporción ancestral

Recientemente se han implementado metodologías que están basadas en modelos de evolución específicos para inferir la probabilidad de que un individuo pertenezca o no a algún grupo particular (Pritchard *et al.* 2000). Estos grupos permiten inferir la estructura genética sin tomar en cuenta información previa sobre el número y distribución de las localidades analizadas originalmente. El método se propuso para genes no ligados pero recientemente se han propuesto métodos y algoritmos para genes ligados (Falush *et al.* 2003; Piry *et al.* 2004; Corander y Tang 2007). Estos algoritmos tienen que ser validados usando simulaciones y aplicados en diversas situaciones naturales para evaluar de forma adecuada su capacidad para inferir procesos de migración.

14.5 La teoría de coalescencia

Esta teoría es un modelo retrospectivo basado en la genealogía de los alelos. Usa un modelo básico (normalmente el modelo Wright-Fisher en el que solo hay estocasticidad en la reproducción) para describir la dinámica de la unión de los linajes hasta un ancestro común. Así se establecen diferentes hipótesis (incluyendo otros procesos como mutación, migración o recombinación) acerca de cómo sería la distribución de la variación genética usando diferentes escenarios de coalescencia y la estimación de otros parámetros genéticos, como el tamaño efectivo poblacional y el tiempo al ancestro común más reciente (TMRCA, por sus siglas en inglés). Esta teoría surge como una extensión natural de la genética de poblaciones clásica, tomando también algunas características e ideas seminales de la filogenia y de la teoría neutral de la evolución molecular (Hein *et al.* 2005). La genética de poblaciones describe las fuerzas responsables de la variación genética, como la mutación, la deriva genética y la selección natural. Por su parte, la filogenia converge con la teoría de coalescencia en el uso y la descripción de árboles que relacionan unidades evolutivas, aunque a veces esta semejanza puede ser solo metafórica. Finalmente, la teoría neutral provee, por un lado, un marco teórico para estudiar la evolución en el nivel molecular y, por otro, un modelo nulo con el cual contrastar escenarios más complejos de evolución.

A pesar de esta relación con otras disciplinas, la teoría de coalescencia se distingue de ellas perfectamente. Al contrario de la genética de poblaciones, que generalmente es prospectiva y se aplica a poblaciones enteras, la coalescencia es retrospectiva y utiliza datos de muestras actuales como base. Asimismo, en contraposición a la filogenia, en la teoría de coalescencia la topología de un solo árbol no es tomada en cuenta en la mayoría de los casos y se pondera al azar en la generación de la muestra actual.

14.5.1 Aplicaciones de la teoría de coalescencia

La teoría de coalescencia es usada para detectar o estimar parámetros de los procesos evolutivos que dieron lugar a la variación genética observada en una muestra de organismos actuales. Los estudios que utilizan la coalescencia generalmente comprenden trabajos de genética de poblaciones y sus posibles aplicaciones, como genética de la conservación. Asimismo, tiene gran repercusión en los estudios de filogeografía y han mostrado ser muy útiles en la solución de problemas de sistemática para complejos de especies muy cercanamente relacionadas. Sin embargo, en donde ha habido más desarrollo y aplicación de la teoría es en lo relacionado con la variación genética humana; tanto en lo que se refiere al origen y evolución del hombre como en lo que toca al descubrimiento de variantes relacionadas con enfermedades de origen genético. También de importancia para el género humano ha sido el uso de la coalescencia en el estudio de enfermedades causadas por patógenos, como el sida y la malaria.

La implementación de la teoría de coalescencia tiene varias vertientes. Por un lado, están los llamados estadísticos de resumen, que sintetizan la información contenida en la muestra comparándola con lo que se esperaría obtener bajo un modelo nulo o neutro, como las poblaciones ideales de Wright-Fisher (Fisher 1932; Wright 1931, 1951). De esta manera se pueden detectar procesos que afectaron a la muestra en el pasado; por ejemplo, cambios en el tamaño de la población, estructuración poblacional, selección natural y recombinación. Esta es la aplicación más asequible y, por lo tanto, la más utilizada en la literatura. Algunos de los estadísticos de resumen más comunes son la D de Tajima (1989) y la distribución de las diferencias pareadas (Rogers y Harpending 1992).

Una revisión de estos estadísticos fue publicada por Ramos-Onsins y Rozas (2002) que muestran que el enfoque original de Rogers y Harpending (1992) es conservador.

Por otra parte, la coalescencia puede ser usada para estimar parámetros relacionados con los procesos antes descritos, en lo que podría llamarse inferencia por coalescencia completa. La coalescencia completa permite no solo detectar los procesos evolutivos que afectaron a la muestra sino que, además, infiere parámetros relacionados con estos procesos que pudieron dar lugar a la misma. Por ejemplo, la tasa de mutación poblacional, el número de migrantes por generación entre *n* poblaciones, la tasa de crecimiento poblacional, el tiempo desde el ancestro común más reciente de la muestra (TMRCA), el tiempo de divergencia entre dos poblaciones o la tasa de recombinación de la población.

La ventaja de la coalescencia completa sobre los estadísticos de resumen es que utiliza toda la información contenida en la muestra. Lo anterior se consigue ponderando una muestra grande de todas las genealogías que pudieron dar lugar a la muestra. Sin embargo, una desventaja es que aún son pocos los modelos de poblaciones para los que existe inferencia de coalescencia completa y por lo general son computacionalmente intensos.

Una manera más de utilizar la coalescencia es mediante el uso de simulaciones. Es relativamente sencillo generar grupos de datos o genealogías utilizando modelos de coalescencia (Hudson 2001). Existen muchas formas de utilizar las simulaciones hechas de esta manera. Por ejemplo, usar las simulaciones como hipótesis nula al contrastar los resultados con los datos reales; utilizar desviaciones del coalescente básico y observar si se recuperan los datos reales; usar las simulaciones de forma heurística para obtener parámetros de los datos simulados que converjan con los datos reales; generar datos a partir de parámetros extraídos de la muestra y calcular los límites de confianza de tales parámetros (Rozas *et al.* 2003).

14.5.2 Programas más comúnmente usados para hacer inferencias usando la teoría de coalescencia

Existen varios programas que usan explícitamente la coalescencia para hacer inferencias poblacionales. Aquí se mencionan los más frecuentemente usados. Dentro del paquete LAMARC existe la posibilidad de estudiar los patrones demográficos históricos usando el programa Fluctuate (Kuhner *et al.* 1995, 1998) o los patrones de migración históricos y recientes utilizando el programa Migrate (Beerli y Felsenstein 2001). Otros paquetes más generales que hacen inferencias usando coalescencia pero que también estiman parámetros más tradicionales de la genética de poblaciones son ADNsp (Rozas *et al.* 2003), Arlequin (Excoffier *et al.* 2005) y SITES (Hey y Wakeley 1997). Los programas LDhat (McVean *et al.* 2002) y RDP (*Recombination Detection Program*) estiman parámetros de recombinación usando secuencias de ADN. El programa Mesquite (Maddison y Maddison 2004) usa un enfoque filogenético pero estima varios aspectos poblacionales usando simulaciones. Estos son solo algunos de los más utilizados; una amplia revisión de programas puede consultarse en Excoffier y Heckel (2006).

14.5.3 Perspectivas de la teoría de coalescencia en México

Definitivamente la teoría de coalescencia necesita conocerse más entre los científicos mexicanos. En los campos de genética de poblaciones, sistemática y filogeografía existen muchas publicaciones internacionales de mexicanos que no hacen uso de la teoría de coalescencia, pudiendo obtener más información de sus datos con ella. Muy probablemente esto se deba, por un lado, a que hace muy poco tiempo que empezaron a generarse datos con secuencias de ADN, el marcador ideal para coalescencia; y, por otro, a que apenas existen los primeros libros de texto que profundizan en las bases y aplicaciones de esta teoría.

Finalmente, no cabe duda de que la teoría de coalescencia ocupará un lugar importante en todos los estudios de genética evolutiva en México, conforme más datos estén disponibles y existan más científicos adiestrados en el tema. Sobre esto, habría que hacer énfasis en la relevancia que tiene la teoría de coalescencia en áreas clave para el futuro del país, como la medicina con bases genéticas y la conservación y aprovechamiento de recursos bióticos. Estas aplicaciones son particularmente importantes para definir criterios de restauración, para encontrar genes asociados a enfermedades o para producir programas de mejoramiento genético que incorporen genes de resistencia a condiciones agronómicas adversas como la sequía.

14.6 Filogeografía

14.6.1 Origen y desarrollo

El término "filogeografía" fue acuñado a finales de los años ochenta por John Avise y colaboradores para refe-

rirse al "estudio de los principios y procesos que determinan la distribución geográfica de los linajes genealógicos, especialmente dentro de y entre taxones cercanamente emparentados" (Avise *et al.* 1987). Desde entonces, la filogeografía se ha transformado de forma extraordinaria en una disciplina integradora en la que confluyen la biología molecular y otros campos macroevolutivos, como la filogenética, la paleontología y la biogeografía, y microevolutivos, como la genética de poblaciones, la autoecología, la demografía y la etología (Avise *et al.* 2000). Los análisis filogeográficos consisten en "sobreponer" al espacio geográfico filogenias de linajes moleculares (o genealogías génicas) para buscar patrones que permitan inferir los procesos históricos y demográficos que les dieron lugar. Esta superposición puede ser literalmente gráfica o bien puede representarse mediante la codificación de linajes en un árbol filogenético de acuerdo con su origen geográfico.

Desde su inicio, el marcador molecular más utilizado en filogeografía ha sido el ADN mitocondrial (ADNmt) animal (Avise *et al.* 1987), debido a su alta tasa de evolución molecular, su estado clonal en el organismo, su herencia matrilineal asexual y a la ausencia de recombinación intermolecular (Avise 1991). Estas características evolutivas dan pie a que las genealogías mitocondriales resulten en árboles bifurcantes que representan la transmisión vertical del ADNmt de madres a hijas. En comparación con el crecimiento exponencial de estudios filogeográficos en animales, los estudios en plantas han tenido un rezago por la falta de marcadores moleculares apropiados, dado que los genomas citoplásmicos vegetales no comparten las características evolutivas del ADNmt animal (Schaal *et al.* 1998). No obstante, se han realizado esfuerzos notables (Nason *et al.* 2002; Grivet y Petit 2003; Schaal *et al.* 2003).

14.6.2 Principios y teoría

La mayoría de los principios de la filogeografía no son propios sino que provienen de las disciplinas que en ella confluyen. Por ejemplo, de la filogenética y de la cladística adopta los métodos de reconstrucción y el lenguaje para describir la topología de los árboles y las relaciones entre organismos; mientras que de la biogeografía toma escenarios hipotéticos como la dispersión y la vicariancia, sobre los que se construyen modelos nulos. Una de las piedras angulares de la filogeografía ha sido el desarrollo de una teoría matemática y estadística de los procesos de bifurcación (o coalescencia, en sentido cronológico opuesto) y del arreglo de linajes (*lineage sorting*) que suceden en las genealogías génicas de marcadores neutrales dentro de y entre especies cercanamente emparentadas, teoría conocida como "el coalescente" o "coalescencia de linajes" (Felsenstein 1971; Griffiths 1980; Hudson 1990; Nielsen y Wakeley 2001).

Otros principios, como las cinco categorías filogeográficas (Avise 2000), se han fraguado empíricamente y se muestran en la figura 14.1. La categoría de tipo I consiste en árboles en los que hay bifurcaciones profundas que resultan de grandes distancias de mutación, surgidas de la existencia de barreras al flujo génico (alopatría). Esta categoría frecuentemente se asocia a la existencia de barreras extrínsecas de largo plazo. La categoría de tipo II se caracteriza por un árbol génico con bifurcaciones profundas en algunas de sus ramas cuyos linajes principales son simpátricos a lo largo de una amplia área geográfica (Fig. 14.1). Hay diferentes escenarios hipotéticos que podrían dar lugar a este patrón filogeográfico; sin embargo, en la mayoría de los casos reales documentados, la evidencia apunta hacia una zona de contacto secundario y mezcla de linajes que divergieron históricamente en alopatría. La categoría de tipo III se manifiesta en un árbol con divergencias someras de linajes que históricamente experimentaron procesos de divergencia como resultado de alopatría (Fig. 14.1). Esta categoría permite evidenciar poblaciones que han mantenido un contacto reciente entre grupos inicialmente alopátricos que sufrieron los efectos de la divergencia genética por el efecto de la deriva génica al azar y el arreglo de linajes, o bien por selección natural. Esto implica que las poblaciones deben de haber mantenido un bajo flujo genético relativo a su tamaño efectivo poblacional para permitir la divergencia entre poblaciones. Por su parte, la categoría de tipo IV también se caracteriza por una genealogía somera pero con linajes simpátricos (Fig. 14.1). Este patrón corresponde a especies con altos niveles de flujo genético y tamaños efectivos poblacionales moderados o pequeños, cuyas poblaciones no han sido divididas por barreras filogeográficas de largo plazo. La categoría de tipo V, intermedia entre la de tipo III y la de tipo IV, se caracteriza por genealogías someras en las que existen linajes comunes ampliamente distribuidos junto con linajes cercanamente relacionados que son exclusivos ("privados") de localidades cercanas (Fig. 14.1). Este patrón se asocia a niveles modestos de flujo genético contemporáneo entre poblaciones que han estado históricamente conectadas. En este caso, los haplotipos comunes suelen ser los ancestrales mientras que los privados se suponen derivados y apomórficos.

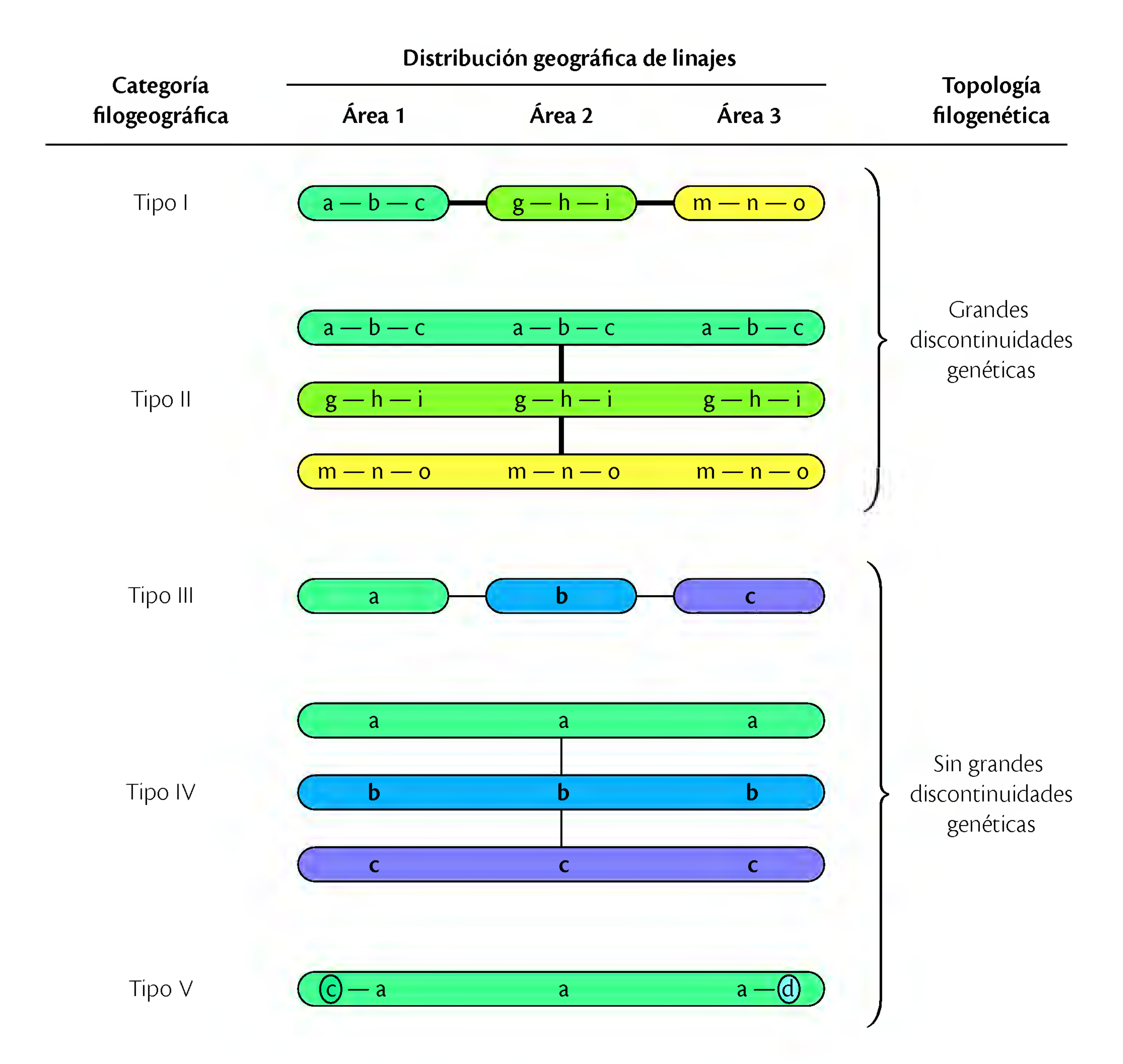


Figura 14.1 Categorías filogeográficas basadas en la distribución geográfica de linajes filogenéticos (representados por óvalos) y sus niveles de divergencia genética. Las grandes discontinuidades se encuentran representadas por líneas gruesas. El nivel de similitud genética entre linajes está codificado por la similitud en colores (modificado de Avise 2000).

14.6.3 Concordancia genealógica

Es otro principio filogeográfico fundamental. Este aspecto de la filogeografía es una extensión de los principios revisados anteriormente, aplicables a una especie y a un gen, a varios genes y a múltiples especies simpátricas en una región, haciendo uso de datos biogeográficos más tradicionales. Por lo anterior, este aspecto se conoce también como filogeografía comparativa (Bermingham y Moritz 1998). El poder de la concordancia genealógica se manifiesta en varias escalas cronológicas y espaciales, desde proveer un contexto temporal, geográfico y genético al proceso de especiación (Rocha-Olivares *et al.* 2001) hasta permitir que se realicen inferencias sobre la historia de una fauna regional (Avise 1992; Bernardi *et al.* 2003). La concordancia genealógica se da en cuatro aspectos. El aspecto I se refiere a la concordancia entre los caracteres (sitios variables) del gen en favor de la estimación de la genealogía relevante (*e. gr.*, una bifurcación profunda) (Fig. 14.2). Es una medida de la señal filogenética de los datos moleculares y de la solidez de la reconstrucción filogenética. Generalmente se obtiene de análisis estadísticos de remuestreo como el *bootstrap* no paramétrico o el *jacknife* acoplados a los análisis filogenéticos (Felsenstein, 1985). El aspecto II se refiere a la coherencia genealógica entre genes independientes (no ligados) de un mismo taxón (Fig. 14.2). Este aspecto se diagnostica comparando directamente las topologías de ambos genes o se pueden aplicar métodos estadísticos para cuantificar la coincidencia genealógica entre matrices de caracteres (*e. gr.*, Lyons-Weiler y Milinkovitch 1997). Generalmente se busca la concordancia entre genealogías mitocondriales y nucleares, aunque debido al tamaño efectivo poblacional cuatro veces menor del ADNmt, el proceso de coalescencia de genes nucleares se realiza más lentamente. En consecuencia, las concordancias genealógicas entre genes nucleares y mitocondriales son evidencia sustancial para realizar inferencias sobre los procesos que han determinado la

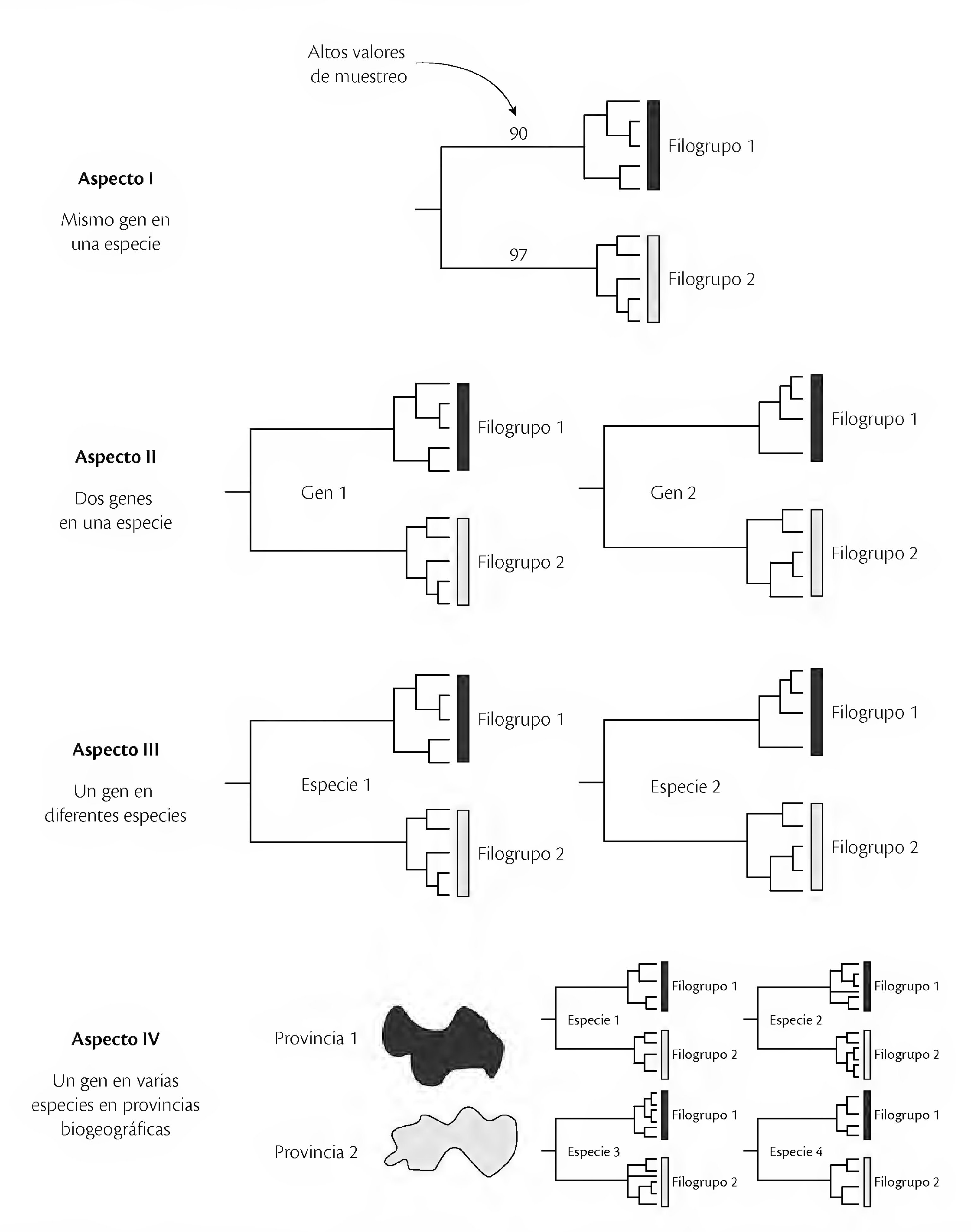


Figura 14.2 Aspectos de concordancia filogeográfica entre genealogías génicas (modificado de Avise 2000).

historia evolutiva del organismo en cuestión. El aspecto III se refiere a la concordancia entre filogenias de un mismo gen de especies distribuidas simpátricamente en una región. En este aspecto los linajes divergentes de cada árbol específico se distribuyen cada uno en áreas geográficas distintas que coinciden en cada especie (Fig. 14.2). La existencia de esta concordancia genealógica generalmente se asocia a especies con características ecológicas similares y refleja la influencia de los mismos factores ecológicos y evolutivos que han moldeado la arquitectura filogeográfica de los organismos de la región. El aspecto IV es el más incluyente de todos y se refiere a la concordancia entre las filogenias de una biota regional con otros datos. Es el aspecto más trascendente del análisis filogeográfico, en el que se integra información acerca de la biogeografía regional, como la presencia de provincias y subprovincias biogeográficas (Fig. 14.2). La existencia de ramas filogeográficas muy divergentes implican un aislamiento de largo plazo debido a barreras históricas a la dispersión de origen geográfico o geológico, como es el

caso de los eventos históricos de vicariancia (Riddle *et al.* 2000a). La disponibilidad de un número creciente de estudios filogeográficos moleculares ha permitido detectar que la existencia de filogrupos intraespecíficos, separados por divergencias profundas, frecuentemente se encuentran distribuidos en distintas provincias o subprovincias biogeográficas, de tal suerte que los factores que han determinado que haya distintos grupos faunísticos en cada provincia también trascienden en la estructura filogeográfica de las especies que ocupan ambos espacios (Avise 1992).

Además de los principios empíricos anteriores, se han desarrollado métodos estadísticos de inferencia filogeográfica, agrupados en la filogeografía estadística (Knowles y Maddison 2002), que incorporan la naturaleza estocástica de los procesos genéticos y permiten estimar la influencia de eventos evolutivos ante las expectativas teóricas de modelos explícitos (*e. gr.* Neigel *et al.* 1991; Templeton 1998; Knowles 2004). Aquí presentaremos brevemente el análisis de clados anidados (ACA) desarrollado por Templeton y concebido originalmente para analizar el efecto fenotípico de las mutaciones (Templeton *et al.* 1987, 1988, 1992; Templeton y Sing 1993; Templeton 1995). El ACA aplicado en filogeografía consiste en la superposición de distancias geográficas sobre un árbol génico aplicando un método estadístico riguroso diseñado para medir el grado de asociación entre la geografía y filogenia, así como los procesos evolutivos responsables de dicha asociación que permiten diferenciar entre patrones filogeográficos debidos a flujo genético recurrente pero restringido respecto de factores históricos (por ejemplo, colonización de nuevos espacios o ampliación de su rango de distribución) que han delineado la genealogía de los haplotipos. El método consiste primero en reconstruir una genealogía molecular no enraizada en forma de red mediante un algoritmo estadístico (Templeton *et al.* 1992; Templeton y Sing 1993). Posteriormente, se aplica un algoritmo de anidamiento (Templeton *et al.* 1987) para agrupar a los haplotipos individuales en clados anidados. Primero se determinan los clados que agrupan a los haplotipos, que corresponden a clados de primer nivel y representan las ramas terminales de la genealogía. Estos clados son entonces agrupados en otros más incluyentes de segundo nivel y así sucesivamente hasta que toda la genealogía se agrupa en un clado total. Conforme aumenta el nivel de anidamiento se reconstruyen clados más ancestrales (Fig. 14.3). Una vez determinados los clados, se utiliza la información geográfica

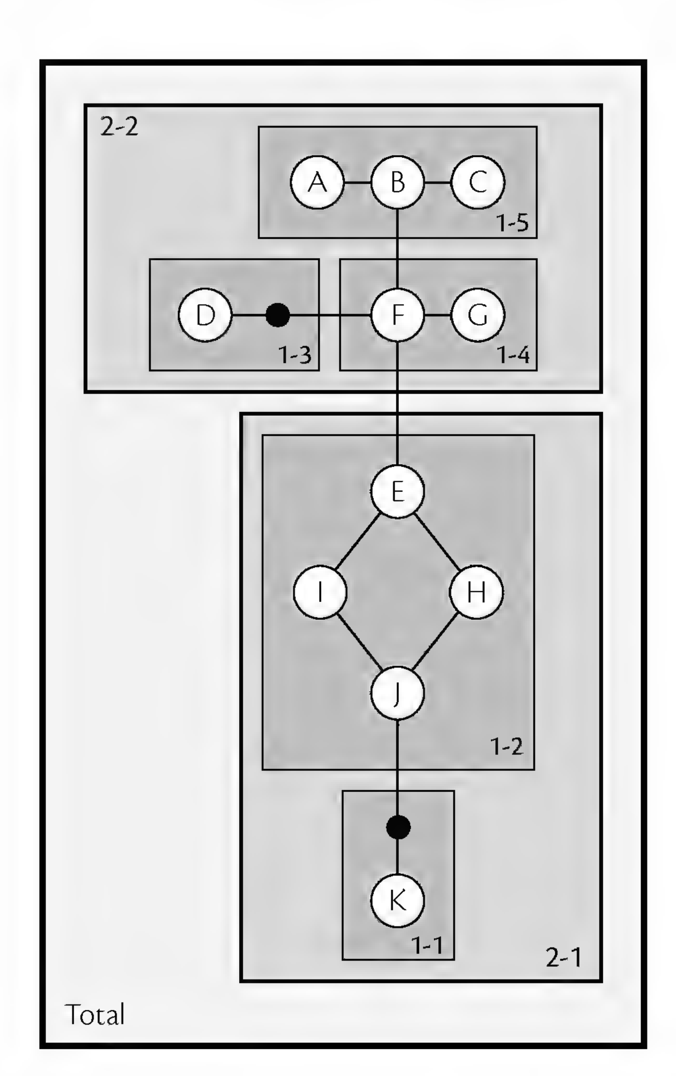


Figura 14.3 Diagrama hipotético de un cladograma mitocondrial de máxima parsimonia entre 11 haplotipos mitocondriales (A-K) indicando dos niveles de anidamiento. Los círculos representan haplotipos inferidos no observados. Los clados anidados se indican por su nivel y número de clado (*e. g.*, 2-1); la profundidad de los clados está representada por el grosor del marco que los rodea.

sobre su distribución y las distancias geográficas entre las áreas de estudio se usan para realizar el cálculo de dos estadísticos de distancia: la *distancia de clado* y la *distancia de clado-anidado*. La distancia de clado (D_c) está definida como el promedio de las distancias de los miembros de un clado al centro geográfico del clado; de manera análoga la distancia de clado-anidado (D) es la distancia promedio de las distancias de los miembros de un clado-anidado al centro geográfico del clado-anidado. Estas distancias cuantifican el grado de dispersión de los linajes y no necesitan ser rectilíneas sino que pueden ajustarse a los mecanismos y rutas de dispersión de los organismos. Los centros geográficos de los clados son análogos a centros de masa en el espacio cartesiano. Para probar la hipótesis nula de ausencia de asociación entre geografía y filogenia se realizan pruebas de permutación que permiten determinar cuáles de las D_c o D_n son estadísticamente menores o mayores que las esperadas bajo la hipótesis nula. El ACA constituye un marco de referencia estadístico objetivo para identificar la existencia de patrones filogeográficos (cuadro 14.1). Además, provee una clave para inferir las causas biológicas de las asociaciones encontradas entre la filogenia y la geografía mediante la interpretación de los estadísticos de distancia D_c, D_n y otros derivados de ellos (Templeton *et al.* 1995). Este método de inferencia ha recibido críticas recientes en la literatura y aunque ha sido usado en cientos de artículos publicados se le ha tachado de subjetivo por Panchal y Beaumont (2007), quienes usando simulaciones concluyen que el NCPA sobreestima las inferencias, es decir, infiere eventos sobre todo de flujo de genes restringido con aislamiento por distancia y expansión contiguo del rango que son inferencias frecuentes en las simulaciones. Por ello Petit (2008) ha sugerido que mientras no se sepa con más detalle qué tipo de hipótesis se podrían tratar de rechazar, el método no debiera de usarse. Estos comentarios y otros anteriores (Knowles y Madison 2002) han generado tanto modificaciones al programa (Templeton 2001, 2004) como respuestas (Templeton 2008). Templeton defiende el método basado en la idea de que precisamente hace pruebas de hipótesis específicas, entre otros aspectos. Knowles (2004) ya había mencionado que desde el punto de vista estadístico y biológico la filogeografía estadística sufre limitaciones que deben de considerarse. Sin duda, la cualidad más importante del NCPA es su capacidad para generar una serie de inferencias que deben verificarse usando otros enfoques y metodologías pero en esa cualidad está también su defecto, es decir, la generación de hipótesis, algunas de las cuales probablemente no tienen justificación estadística.

Cuadro 14.1 Algunas expectativas del análisis de clados anidados bajo diferentes patrones de estructura poblacional y eventos demográficos históricos (modificado de Templeton *et al.* 1995)

Patrón 1. Flujo genético restringido
a] Valores de D_c significativamente pequeños, en especial para los clados externos. Algunos clados internos con D_c significativamente grandes.
b] Los D_c promedio deben aumentar (y ocasionalmente nivelarse) conforme se incrementa el nivel de anidamiento. Si las distancias se nivelan, entonces la hipóteis nula de ausencia de asociación geográfica no debe ser rechazada, aunque lo haya sido en clados de niveles inferiores.
Patrón 2. Expansión de rango
a] Valores de D_c y D_n significativamente grandes en clados externos, y a veces significativamente pequeños para clados interiores, en el caso de expansión de rango contigua, aunque algunos clados externos deben mostrar D_c significativamente pequeños en el caso de colonización a gran distancia.
Patrón 3. Fragmentación alopátrica
a] D_c significativamente pequeños, sobre todo en los clados de niveles mayores. Los D_n en estos niveles pueden aumentar rápidamente mientras que los D_c permanecen restringidos, dependiendo de la configuración geográfica de las poblaciones aisladas.

14.6.4 Perspectivas

En un lapso de tan solo 20 años, el campo de la genética poblacional y el estudio de la especiación han sufrido un cambio de paradigma con la adopción de análisis de genealogías intraespecíficas. La contribución más importante de la filogeografía ha sido destacar los aspectos históricos y de desequilibrio entre fuerzas evolutivas a escala microevolutiva, así como ayudar a estudiar formalmente las relaciones entre la demografía y la genealogía (Avise 2000). El futuro de la filogeografía es sin duda promisorio. Con la disponibilidad de un mayor número de estudios de especies individuales se hace cada vez más factible el desarrollo de la filogeografía comparativa. De hecho existen regiones en México en donde se han hecho importantes análisis comparativos, como en el noroeste del país (Riddle *et al.* 2000b; Bernardi *et al.* 2003). En el capítulo 15 de este volumen se presentan más estudios hechos en México. Los avances teóricos y conceptuales en los modelos de coalescencia han contribuido al estudio de genes nucleares y su utilización en análisis filogeográficos (Hare 2001). Se puede prever un mayor uso de los conceptos genealógicos propios de la

filogeografía en la conservación y manejo de recursos, para lo que se están adoptando acercamientos filogenéticos para la identificación de unidades de manejo y protección (Moritz y Faith 1998; Newton *et al.* 1999). Sin duda, el refinamiento de los métodos de la filogeografía estadística, a la par de los avances en los modelos utilizados, ayudarán a hacer los métodos filogeográficos más poderosos, de tal manera que será posible su integración con otros modelos biológicos, como la modelación metapoblacional (Wakeley 2004). Asimismo es evidente la necesidad de que en México se consolide la teoría de coalescencia como una de las herramientas más importantes que soportarán los estudios filogeográficos en México para ampliar el conocimiento sobre las regularidades filogeográficas y fortalecer las hipótesis alternativas de la genética de poblaciones.

14.7 Infraestructura y grupos de investigación

Durante las últimas décadas se han desarrollado diferentes grupos de investigación que trabajan en aspectos de diversidad genética en especies mexicanas. Asimismo hay grupos de investigación en otros países que han trabajado en aspectos de variación genética, particularmente por medio de colaboraciones. Estos grupos incluyen especies de importancia médica, agronómica y forestal y especies raras o en peligro de extinción o especies clave o muy abundantes en diversos ecosistemas. Estos grupos de investigación tanto en ecosistemas terrestres como acuáticos están dispersos en algunas instituciones del sistema de educación superior e investigación científica que incluyen al Cinvestav (Irapuato), la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN, el Instituto Nacional de Investigaciones Nucleares, el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (Cibnor), la Universidad Autónoma de Baja California, el Instituto de Ecología, A.C., la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, el Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán (CICY) y en la Universidad Nacional Autónoma de México, la Facultad de Estudios Superiores-Iztacala, la Facultad de Ciencias, la Facultad de Medicina, el Centro de Investigaciones en Ecosistemas, el Centro de Ciencias Genómicas, el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, el Instituto de Biotecnología, el Instituto de Investigaciones Biomédicas y el Instituto de Ecología. Existen entre 30 y 50 investigadores con sus respectivos grupos de investigación que están explorando en México la variabilidad genética de especies mexicanas. Los productos de la investigación de estos grupos están descritos en el capítulo 15 de este volumen. Aun así es importante que los diferentes grupos involucrados se asocien para generar información molecular a un paso más acelerado y con mayor eficiencia, sin olvidar que los sistemas que más necesitan esta información son las especies que por su importancia ecológica, médica, agronómica o evolutiva pueden generar datos importantes para responder las preguntas que se plantea la genética de poblaciones, la teoría de coalescencia y la filogeografía, y que aporten información sobre su uso, manejo y conservación.

14.8 Conclusiones

El reto mayor al que se enfrenta el estudio de la diversidad genética en plantas y animales, desde el punto de vista de las capacidades en personal de investigación y de enfoques e infraestructura reside, por un lado, en la gran cantidad de especies por estudiar y, por otro, en generar una cantidad importante de datos en cada uno de los casos para poder hacer inferencia estadísticamente significativa acerca de los procesos poblacionales pasados, el impacto de los eventos recientes en la variación genética y la prospección hacia el futuro de estos procesos considerando diferentes escenarios climáticos. En resumen, este campo de conocimiento es uno de los más dinámicos en el ámbito internacional, por sus implicaciones y servicios que ofrece, y México cuenta con una muy limitada masa crítica que es necesario reforzar con la formación de recursos humanos.

Notas

1 Después de pasar por varias reestructuraciones y desarrollos, actualmente, y desde 1974, es la Universidad Autónoma de Chapingo.

2 El comité enviado por la Fundación Rockefeller estuvo constituido por E.C. Stakman, jefe de la División de Fitopatología de la Universidad de Minnesota, Paul Mangelsdorf, director del Museo Botánico de la Universidad de Harvard, y Richard Bradfield, jefe del Departamento de Agronomía de la Universidad de Cornell.

3 A diferencia del programa de mejoramiento del maíz, el programa de mejoramiento de trigo, a cargo de Norman Borlaug, sí tuvo éxito en México. Borlaug fue galardonado por sus trabajos en trigo con el Premio Nobel de la Paz en 1970.

4 Su programa de investigación y la Revolución Verde que se desprende de él han significado un gran avance tecnológico y de mejoramiento genético para los países en desarrollo. El CIMMYT es considerado un modelo de asistencia técnica y de apoyo en la investigación, y forma parte del consorcio Grupo Consultivo de Investigación Agrícola Internacional (CGIAR, por sus siglas en inglés), que provee apoyo y asistencia a las principales cosechas en todo el mundo.

Referencias

Armendares, S., F. Salamanca y S. Frenk. 1971. Chromosome abnormalities in severe protein calorie malnutrition. *Nature* **232**: 271-273.

Avise, J.C. 1991. Ten unorthodox perspectives on evolution prompted by comparative population genetic findings on mitochondrial DNA. *Annual Reviews in Genetics* **25**: 45-69.

Avise, J.C. 1992. Molecular population structure and the biogeographic history of a regional fauna: A case history with lessons for conservation biology. *Oikos* **63**: 62-76.

Avise, J.C. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard University Press, Harvard.

Avise, J.C., W.S. Nelson, B.W. Bowen y D. Walker. 2000. Phylogeography of colonially nesting seabirds, with special reference to global matrilineal patterns in the sooty tern (*Sterna fuscata*). *Molecular Ecology* **9**: 1783-1792.

Avise, J.C., J. Arnold, R.M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb *et al.* 1987. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* **18**: 489-522.

Barahona, A., y A.L. Gaona. 2001. The history of science and the introduction of plant genetics in Mexico. *History and Philosophy of the Life Sciences* **23**: 157-168.

Barahona, A., S. Pinar y F.J. Ayala. 2003. *La genética en México. Institucionalización de una disciplina*. UNAM, México.

Beerli, P., y J. Felsenstein. 2001. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in *n* subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**: 4563-4568.

Bermingham, E., y C. Moritz. 1998. Comparative phylogeography: Concepts and applications. *Molecular Ecology* **7**: 367-369.

Bernardi, G., L. Findley y A. Rocha-Olivares. 2003. Vicariance and dispersal across Baja California in disjunct marine fish populations. *Evolution* **57**: 1599-1609.

Bolívar, F., R.L. Rodríguez, P.J. Greene, M.C. Betlach, H.L. Heynker y H.W. Boyer. 1977. Construction and characterization of new cloning vehicles. II. A multipurpose cloning system. *Gene* **2**: 95-113.

Cockerham, C.C. 1973. Analyses of gene frequencies. *Genetics* **74**: 679-700.

Coello, G., A. Escalante y J. Soberón. 1993. Lack of genetic variation in *Lacandonia schismatica* (Lacandoniaceae: Triuridales) in its only known locality. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**: 898-901.

Corander, J., y J. Tang. 2007. Bayesian analysis of population structure based on linked molecular information. *Mathematical Biosciences* **205**: 19-31.

Crow, J.F., y K. Aoki. 1984. Group selection for a polygenic behavioural trait: Estimating the degree of population subdivision. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **81**: 6073-6077.

Dobzhansky, T., R. Félix, J. Guzmán, L. Levine, O. Olvera *et al.* 1975. Population genetics of Mexican *Drosophila* I: Chromosomal variation in natural populations of *Drosophila pseduoobscura* from central Mexico. *Journal of Heredity* **66**: 203-206.

De Garay, A.L. 1960. *Programa de genética y radiobiología. Informe de labores 1960*. Comisión Nacional de Energía Nuclear, Archivo de Información, Biblioteca del ININ, México.

De Garay, A.L. 1963. *Programa de genética y radiobiología. Informe de labores 1963*. Comisión Nacional de Energía Nuclear, Archivo de Información, Biblioteca del ININ, México.

Eguiarte, L.E., A. Búrquez, J. Rodríguez, M. Martínez-Ramos, J. Sarukhán y D. Piñero. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution* **47**: 75-87.

Excoffier, L. 2001. Analysis of population subdivision, en D.J. Baldwin, C. Cannings y M. Bishop (eds.), *Handbook of statistical genetics*. John Wiley, Nueva York, pp. 271-308.

Excoffier, L., G. Laval y J.A. Schneider. 2005. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* **1**: 47-50.

Excoffier, L., y G. Heckel. 2006. Computer programs for population genetics data analysis: A survival guide. *Nature Reviews Genetics* **7**: 745-758.

Falush, D., M. Stephens y J.K. Pritchard. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* **164**: 1567-1587.

Felsenstein, J. 1971. The rate of loss of multiple alleles in finite haploid populations. *Theoretical Population Biology* **2**: 391-403.

Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* **39**: 783-781.

Fisher, R.A. 1932. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Londres.

Fitzgerald, D. 1994. Exporting American agriculture: The Rockefeller Foundation in Mexico, en M. Cueto (ed.),

Missionaries of science. The Rockefeller Foundation and Latin America. Indiana University Press, Bloomington, pp. 72-96.

Fracheboud, Y., J.M. Ribaut, M. Vargas, R. Messer y P. Stamp. 2002. Identification of quantitative traits loci for cold tolerance of photosynthesis maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany* **53**:1967-1977.

Fornoni, J., P.L. Valverde y J. Núñez-Farfán. 2004. Population variation in the cost and benefit of tolerance and resistance against herbivory in *Datura stramonium*. *Evolution* **58**: 1696-1704.

Gillespie, J.H. 2004. *Population genetics: A concise guide*. The John Hopkins University Press, Baltimore.

Griffiths, R.C. 1980. Lines of descent in the diffusion approximation of neutral Wright-Fisher models. *Theoretical Population Biology* **17**:40-50.

Grivet, D., y R.E.J. Petit. 2003. Chloroplast DNA phylogeography of the hornbeam in Europe: Evidence for a bottleneck at the outset of postglacial colonization. *Conservation Genetics* **4**:47-56.

Guzmán-Maldonado, S.H., O. Martínez, J.A. Acosta-Gallegos, F. Guevara-Lara y O. Paredes-López. 2003. Putative quantitative trait loci for physical and chemical components of common bean. *Crop Science* **43**:1029-1035.

Guzmán-Novoa, E., G.J. Hunt, R.E. Page, Jr., J.L. Uribe-Rubio, D. Prieto-Merlos y F. Becerra-Guzmán. 2005. Paternal effects on the defensive behavior of honeybees. *Journal of Heredity* **96**:376-380.

Hare, M.P. 2001. Prospects for nuclear gene phylogeography. *Trends in Ecology and Evolution* **16**:700-706.

Hartl, D.L., y A.G. Clark, 2006. *Principles of population genetics*. 4 ed. Sinauer Associates, Sunderland.

Hedrick, P.W. 2005. *Genetics of populations*. Jones and Bartlett Publishers, Inc., Londres.

Hein, J., M.H. Schierup y C. Wiuf. 2005. *Gene genealogies, variation and evolution: A primer in coalescent theory*. Oxford University Press, Londres.

Herrera, A.L. 1904. *Nociones de biología*. Imprenta de la Secretaría de Fomento, México. Edición facsimilar, Universidad Autónoma de Puebla, México, 1992.

Herrera-Estrella, L., A. Depicker, M. Van Montagu y J. Schell. 1983. Expression of chimaeric genes transferred into plant cells using a Ti-plasmid-derived vector. *Nature* **303**: 209-213.

Hey, J., y J. Wakeley. 1997. A coalescent estimator of the population recombination rate. *Genetics* **145**:833-846.

Holsinger, K.E., P.O. Lewis y K.D. Dipak. 2002. A Bayesian approach to inferring population structure from dominant markers. *Molecular Ecology* **11**:1157-1164.

Holsinger, K.E., y L.E. Wallace. 2004. Bayesian approaches for the analysis of population genetic structure: An example from *Platanthera leucophaea* (Orchidaceae). *Molecular Ecology* **13**:887-894.

Hudson, R.R. 1990. Gene genealogies and the coalescent process. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* **7**:1-44.

Hudson, R.R. 2001. Two-locus sampling distribution and their application. *Genetics* **159**:1805-1817.

INIA. 1985. *Edmundo L. Taboada Ramírez: una semblanza, 1906-1983*. INIA, SARH (publicación especial), México.

Itakura, K., T. Hirose, R. Crea, A.D. Riggs, H.L. Heynker *et al.* 1977. Expression in *Escherichia coli* of a chemically synthesized gene for the hormone somatostatin. *Science* **198**:1056-1063.

Kimura, M. 1953. "Stepping-stone" model of population. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Japan* **3**:62-63.

Knowles, L.L. 2004. The burgeoning field of statistical phylogeography. *Journal of Evolutionary Biology* **17**:1-10.

Knowles, L.L., y W.P. Maddison. 2002. Statistical phylogeography. *Molecular Ecology* **11**:2623-2635.

Kuhner, M.K., J. Yamato y J. Felsenstein. 1995. Estimating effective population size and mutation rate from sequence data using Metropolis-Hastings sampling. *Genetics* **140**: 1421-1430.

Kuhner, M.K., J. Yamato y J. Felsenstein. 1998. Maximum likelihood estimation of population growth rates based on the coalescent. *Genetics* **149**:429-434.

Ledesma, I., y A. Barahona. 2003. The institutionalization of biology in Mexico in the early 20*th* Century. The conflict between Alfonso Luis Herrera (1868-1942) and Isaac Ochoterena (1885-1950). *Journal of the History of Biology* **36**:285-307.

Levin, D.A. 1981. Dispersal versus gene flow in plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **68**:233-253.

Lisker, R. 1981. *Estructura genética de la población mexicana. Aspectos médicos y antropológicos*. Salvat, México.

Lynch, M., y T. Crease. 1990. The analysis of population survey data on DNA sequence variation. *Molecular Biology and Evolution* **7**:377-394.

Lyons-Weiler, J., y M.C. Milinkovitch. 1997. A phylogenetic approach to the problem of differential lineage sorting. *Molecular Biology and Evolution* **14**:968-975.

Maddison, W.P., y D.R. Maddison. 2004. MESQUITE: A modular system for evolutionary analysis. Disponible en <*http://mesquiteproject.org/mesquite/download/download.html*>.

Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* **27**:209-220.

McVean, G., P. Awadalla y P. Fearnhead. 2002. A Coalescent-based method for detecting and estimating recombination from gene sequences. *Genetics* **160**:1231-1241.

Moritz, C., y D.P. Faith. 1998. Comparative phylogeography and the identification of genetically divergent areas for conservation. *Molecular Ecology* **7**:419-429.

Nason, J.D., J.L. Hamrick y T.H. Fleming. 2002. Historical vicariance and postglacial colonization effects on the

evolution of genetic structure in *Lophocereus*, a Sonoran Desert columnar cactus. *Evolution* **56**: 2214-2226.

Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **70**: 3321-3323.

Nei, M. 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Annals of Human Genetics* **41**: 225-233.

Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, Nueva York.

Neigel, J.E. 2002. Is F_{ST} obsolete? *Conservation Genetics* **3**: 167-173.

Neigel, J.E., R.M. Ball y J.C. Avise. 1991. Estimation of single generation migrations distances from geographic variation in animal mitochondrial DNA. *Evolution* **45**: 423-432.

Newton, A.C., T.R. Allnutt, A.C.M. Gillies, A.J. Lowe y R.A. Ennos. 1999. Molecular phylogeography, intraspecific variation and the conservation of tree species. *Trends in Ecology and Evolution* **14**: 140-145.

Nielsen, R., y J. Wakeley. 2001. Distinguish migration from isolation: A Markov chain Monte Carlo approach. *Genetics* **158**: 885-896.

Panchal, M., y M.A. Beaumont. 2007. The automation and evaluation of nested clade phylogeographic analysis. *Evolution* **61**: 1466-1480.

Pearse, D.E., y K.A. Crandall. 2004. Beyond F_{ST}: Analysis of population genetic data for conservation. *Conservation Genetics* **5**: 585-602.

Petit, R.J. 2008. The coup de grâce for the nested clade phylogeographic analysis?, *Molecular Ecology* **17**: 516-518.

Piry, S., A. Alapetite, J.M. Cornuet, D. Paetkau, L. Baudouin *et al.* 2004. GeneClass2: A software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity* **95**: 536-539.

Pritchard, J.K., M. Stephens y P.J. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**: 945-959.

Ramos-Onsins, S.E., y J. Rozas. 2002. Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Molecular Biology and Evolution* **19**: 2092-2100.

Riddle, B.R., D.J. Hafner y L.F. Alexander. 2000a. Comparative phylogeography of Baileys' pocket mouse (*Chaetodipus bailey*) and the *Peromyscus eremicus* species group: Historical vicariance of the Baja California Peninsular Desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **17**: 161-172.

Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F. Alexander y J.R. Jaeger. 2000b. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **97**: 14438-14443.

Rieseberg, L.H., y J.M. Burke. 2001. The biological reality of species: Gene flow, selection and collective evolution. *Taxon* **50**: 235-255.

Rocha-Olivares, A., J.W. Fleeger y D.W. Foltz. 2001. Decoupling of molecular and morphological evolution in deep lineages of a meiobenthic harpacticoid copepod. *Molecular Biology and Evolution* **18**: 1088-1102.

Rogers, A.R., y H.C. Harpending. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* **9**: 552-569.

Rousset, F. 2001. Inferences from spatial population genetics, en D.J. Baldwin, M. Bishop y L. Cannings (eds.), *Handbook of statistical genetics*. John Wiley, Nueva York, pp. 239-270.

Rozas, J., J.C. Sánchez-Del Barrio, X. Messeguer y R. Rozas. 2003. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* **19**: 2496-2497.

Salamanca, F., y S. Armendares. 1995. The development of human genetics in Mexico. *Archives of Medical Research* **26**: 55-62.

Salazar-Mallén, M., C. Arteaga, E. Ugalde y A. Vélez-Orozco. 1952. Blood agglutinogens of Mexicans. *Annals of Eugenics* **16**: 351-355.

Schaal, B.A., J.F. Gaskin y A.L. Caicedo. 2003. Phylogeography, haplotype trees, and invasive plant species. *Journal of Heredity* **94**: 197-204.

Schaal, B.A., D.A. Hayworth, K.M. Olsen, J.T. Rauscher y W.A. Smith. 1998. Phylogeographic studies in plants: Problems and prospects. *Molecular Ecology* **7**: 465-474.

Slatkin, M. 1981. Estimating levels of gene flow in natural populations. *Genetics* **99**: 323-335.

Slatkin, M. 1985. Gene flow in natural populations. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* **16**: 393-430.

Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* **47**: 264-279.

Slatkin, M. 1994. Gene flow and population structure, en L.A. Real (ed.), *Ecological genetics*, Princeton University Press, Princeton, pp. 3-18.

Slatkin, M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* **139**: 457-462.

Slatkin, M., y N.H. Barton. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* **43**: 1349-1368.

Taboada, E. 1938. *Apuntes de genética*. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo.

Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* **123**: 585-595.

Templeton, A.R. 1995. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping or DNA sequencing. V. Analysis of case/control sampling designs: Alzheimer's disease and the apoprotein E locus. *Genetics* **140**: 403-409.

Templeton, A.R. 1998. Nested clade analyses of phylogeographic data: Testing hypotheses about gene flow and population history. *Molecular Ecology* **7**: 381-397.

Templeton, A.R. 2001. Using phylogeographic analysis of gene trees to test species status and processes. *Molecular Ecology* **10**: 779-791.

Templeton, A.R. 2004. Statistical phylogeography: Methods of evaluating and minimizing inference errors. *Molecular Ecology* **13**: 789-809.

Templeton, A.R. 2008. Nested clade analysis: An extensively validated method for strong phylogeographic inference. *Molecular Ecology* **17**: 1877-1880.

Templeton, A.R., E. Boerwinkle y C.F. Sing. 1987. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. I. Basic theory and an analysis of alcohol dehydrogenase activity in *Drosophila*. *Genetics* **117**: 343-351.

Templeton, A.R., C.F. Sing, A. Kessling y S. Humphries. 1988. A cladistic analysis of phenotype associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. II. The analysis of natural populations. *Genetics* **120**: 1145-1154.

Templeton, A.R., K.A. Crandall y C.F. Sing. 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics* **132**: 619-633.

Templeton, A.R., y C.F. Sing. 1993. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. IV. Nested analyses with cladogram uncertainty and recombination. *Genetics* **134**: 659-669.

Templeton, A.R., E. Routman y C.A. Phillips. 1995. Separating population structure from population history: A cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Genetics* **140**: 767-782.

Velázquez-Arellano, A., S. Cederbaum, F. Salamanca-Gómez, M. Rodríguez y A. Velázquez. 1986. A new frontiers in human genetics and their implications. *Gaceta Médica de México* **122**: 123-134.

Wakeley, J. 2004. Metapopulation models for historical inference. *Molecular Ecology* **13**: 865-875.

Wakeley, J. 2008. *Coalescent theory: An introduction*. Roberts & Company Publishers, Greenwood Village, Colorado.

Whitlock, M.C., y D.E. McCauley. 1999. Indirect measures of gene flow and migration: F_{ST} not equal to $1/(4Nm + 1)$. *Heredity* **82**: 117-125.

Weir, B.S. 1996. *Genetic data analysis* II: *Methods fo discrete population genetic data*. Sinauer Associates, Sunderland.

Weir, B.S., y C.C. Cockerham. 1984. Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**: 1358-1370.

Workman, P.L., y J.D. Niswander. 1970. Population studies on southwestern Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. *The American Journal of Human Genetics* **22**: 24-29.

Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* **16**: 97-101.

Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* **28**: 114-138.

Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* **15**: 323-354.



15 La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas

AUTOR RESPONSABLE: Daniel Piñero

COAUTORES: Jesús Caballero-Mellado • Dánae Cabrera-Toledo • Cristina Elena Canteros • Alejandro Casas • América Castañeda Sortibrán • Amanda Castillo • René Cerritos • Omar Chassin-Noria • Patricia Colunga-GarcíaMarín • Patricia Delgado • Píndaro Díaz-Jaimes • Luis E. Eguiarte • Ana Elena Escalante • Bertha Espinoza • Agnes Fleury • Sergio Flores Ramírez • Gladis Fragoso • Jorge González-Astorga • Valentina Islas Villanueva • Esperanza Martínez • Fernando Martínez • Jaime Martínez-Castillo • Alicia Mastretta Yanes • Rodrigo Medellín • Luis Medrano-González • Francisco Molina-Freaner • Benjamín Morales Vela • Adrián Murguía Vega • Emeterio Payró de la Cruz • María del Rocío Reyes-Montes • María Rosalba Robles Saavedra • Gabriela Rodríguez-Arellanes • Lorenzo Rojas Bracho • Rafael Romero-Martínez • Jorge H. Sahaza-Cardona • Rodolfo Salas Lizana • Edda Sciutto • Charles Scott Baker • Yolanda Schramm Urrutia • Claudia Silva • Valeria Souza • María Lucía Taylor • Jorge Urbán Ramírez • Manuel Uribe-Alcocer • María de Jesús Vázquez Cuevas • Ella Vázquez-Domínguez • Andrés P. Vovides • Ana Wegier • Alejandro Zaldívar Riverón • Gerardo Zúñiga

REVISORES: Stephen B. Brush • Daniel Zizumbo-Villarreal

Contenido

Piñero, D., *et al.* (2008). La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 437-494.

Resumen

Este capítulo presenta la mayor parte de los resultados que se han publicado acerca de la cantidad y la distribución de la variación genética en especies mexicanas usando marcadores moleculares (desde aloenzimas hasta secuencias de ADN). La motivación para llevar a cabo estos estudios incluye especies de importancia agronómica, ecológica, médica, etnobiológica, pesquera, ornamental o evolutiva. En cada caso se consignan los parámetros de variación genética, de estructura genética y de estructura filogeográfica o de inferencias coalescentes.

Muchas de las especies estudiadas tienen una alta variación genética, como es el caso de las del género *Rhizobium*, *Escherichia coli*, varias de coníferas, de encinos, de epífitas, de plantas de zonas áridas, de cícadas, de maíz, de calabacitas, de parasitoides, de áfidos, del lobo marino y de algunas especies de aves como el atlepes de gorra castaña. En algunos casos, como el de la ballena jorobada, se ha encontrado que la variación genética varía estacionalmente.

Asimismo existen algunas especies con una variación genética pequeña o marginal. Tal es el caso de la bacteria *Gluconacetobacter diazotrophicus*, *Trypanosoma cruzi*, el lobo fino de Guadalupe y, como situación extrema, el de la vaquita marina (*Phocoena sinus*). La cantidad de variación genética tiene consecuencias médicas, como en *Histoplasma*, *Trypanosoma*, *Taenia* o *E. coli;* en los procesos de domesticación como en el maíz, los frijoles (en los que se ha encontrado migración de silvestres a cultivados en *P. vulgaris*, pero en sentido inverso en *P. lunatus*), el jocote, el algodón y el cactus *Stenocereus stellatus*. En este último se encontró que el manejo incrementa la cantidad de variación, al contrario de lo esperado.

Respecto a la estructura genética se encontraron algunas especies con poca estructuración como *Rhizobium phaseoli*, algunas epífitas, algunas especies de zonas áridas, de cícadas, maíz, calabacitas, algunas especies de *Drosophila*, termitas y murciélagos. Por otro lado, hay especies con una estructuración genética moderada o alta en el ámbito nacional como *Lophodermium nitens*, especies de *Picea*, *Abies*, *Pinus*, encinos, algunas especies de epífitas, plantas de zonas áridas y de cícadas. También muestran alta diferenciación la chía y los frijoles que son autógamos, *Taenia*, especies de mariposas y de áfidos. Mención especial merece la diferenciación encontrada en especies de vertebrados, muchas de las cuales muestran estructura a nivel global, como varias especies de tortugas, especies de importancia comercial, el manatí, dos especies de ballenas y un delfín. Gran parte de esta estructura tiene consecuencias filogeográficas y evolutivas como en los delfines costeros y pelágicos, la ballena gris, la filopatría mostrada por las especies de tortugas y algunas especies de coníferas; pero también hay consecuencias para el uso de estos recursos como en el loro amarillo, especies de importancia pesquera (en las que se han podido definir unidades de pesca), el quetzal, el algodón, las orquídeas. También la estructuración profunda en algunos casos sugiere la existencia o no de especies crípticas como *Histoplasma capsulatum*, *Chelonia mydas* y *C. agassizii* y especies de los géneros *Rhizobium* y *Triatoma*.

En algunos casos, como el del maíz o la vaquita marina, se han explorado marcadores moleculares asociados a la domesticación y a la probabilidad de extinción, respectivamente. El impacto de los cambios climáticos en la estructura filogeográfica ha sido demostrado en coleópteros, pinos, abetos, encinos y ballenas.

15.1 Introducción

La variabilidad genética o diversidad genética en sentido amplio es el componente más básico de la biodiversidad y se define como las variaciones heredables que ocurren en cada organismo, entre los individuos de una población y entre las poblaciones dentro de una especie. El resto de la biodiversidad se deriva de los procesos evolutivos que operan sobre esas variaciones. De ahí que su conocimiento y comprensión sea de vital importancia tanto para la conservación y el avance de la genética evolutiva, como para la salud pública, la sustentabilidad y la productividad agrícolas, pecuarias, pesqueras y forestales, la domesticación y la biomedicina. Específicamente, este conocimiento puede ser utilizado en varias vertientes: *a*] evaluar la capacidad de respuesta de las poblaciones y especies ante los cambios ambientales naturales o provocados por las actividades humanas conscientes o inconscientes; *b*] evaluar los riesgos de la pérdida de especies, poblaciones y recursos genéticos que disminuyen nuestra capacidad de sobrevivencia como sociedad y como especie; *c*] conocer la riqueza genética de la nación y su distribución geográfica; *d*] planear las estrategias de aprovechamiento y conservación de poblaciones, especies y recursos genéticos; *e*] entender la forma, la velocidad y las causas de la pérdida de la diversidad genética; *f*] evaluar los riesgos de introducción de enfermedades, plagas, especies invasoras, variedades mejoradas y modificadas genéticamente sobre las poblaciones, especies nativas y recursos genéticos de plantas animales y humanos.

Para atender una demanda de información básica, en este capítulo se brinda un panorama general del estado de la diversidad genética de México con base en los estudios que a la fecha se han realizado sobre genética de poblaciones en especies mexicanas. Una versión más extensa de cada estudio y con todas las referencias se encuentra disponible en la versión en línea de este documento. La presente descripción es mucho menos vasta que la que ya se tiene para la diversidad de especies y ecosistemas, dado que la investigación en este ámbito es muy reciente (véase Piñero *et al.*, capítulo 14 de este volumen) y requiere más tecnología para efectuarse.

Dada la naturaleza de la diversidad genética, el manejo de la información también difiere y por ello se presentan los índices de diversidad o de estructura y los marcadores moleculares utilizados. En este capítulo tal índole de datos se encuentra comprendida en tablas, mientras que el texto contiene prácticamente las consecuencias y conclusiones. En el capítulo 14 se describen los estimadores de la variación y estructura genética así como los diferentes enfoques de la teoría de coalescencia y de la filogeografía, de tal suerte que los conceptos básicos pueden revisarse allí.

Asimismo es importante recalcar que México es uno de los países que cuenta con una comunidad científica dedicada a este aspecto de la biodiversidad, grupo que además tiene lazos de colaboración con el extranjero. Hasta ahora se han estudiado alrededor de 200 especies, entre las que se incluyen desde microorganismos de utilidad y patógenos hasta árboles y mamíferos marinos (cuadro 15.1). Aunque en comparación con la gran riqueza de especies mexicanas esta cifra es minúscula, representa un avance importante que constantemente produce nueva información. Dado lo anterior, además de la presente recopilación es necesario considerar la elaboración de una base de datos de información molecular de especies mexicanas que pueda actualizarse.

A manera de resumen, los resultados de la presente recopilación indican que muchas de las especies mexicanas tienen una alta diversidad genética o cuando menos equiparable a la de otras partes del mundo. Por ejemplo, algunos grupos, cuyos centros de diversificación y de domesticación están en nuestro país, son especialmente diversos. Sin embargo, no es posible hacer una generalización al respecto ya que, como se corroborará a continuación, los parámetros de genética de poblaciones dependen de la biología, la historia evolutiva y la práctica de manejo del organismo. Sin embargo, sin duda alguna los estudios de diversidad genética en especies mexica-

Cuadro15.1 Especies mexicanas con estudios sobre diversidad genética revisadas en este capítulo

	Especies
Microorganismos (11 de ?)	
bacterias fijadoras de nitrógeno	1
rizobios	8
bacterias patógenas	1
protozoarios	1
Hongos (2 de 6 000)	
hongos	2
Plantas (97 de 23 522)	
pináceas	26
encinos	9
epífitas	4
vainilla	1
burseras	2
cactáceas	15
agaves	20
cícadas	7
chía	1
frijoles	2
maíz	1
chiles	3
calabacitas	3
jocote	1
aguacate	1
algodón	1
Animales	
Taenia	1
insectos (27 de 73 307)	27
tortugas marinas	9
camarones	3
peces marinos	16
mamíferos (36 de 535)	
pinnípedos	9
manatíes	1
cetáceos	4
roedores	13
murciélagos	9
aves (5 de 1 106)	5

Nota: entre paréntesis se indica el número de especies estudiadas genéticamente y el número de especies conocidas en México. No existe estimado del total de microorganismos en México.

nas brindan datos importantes para su conservación y para el estudio de la evolución.

15.2 Bacterias

Cuando se habla de la biodiversidad de México generalmente no se toma en cuenta a los microorganismos. Los estudios en bacterias a la fecha se han centrado, por un lado, en las fijadoras de nitrógeno (endófitas y rizobios), dada su importancia comercial, ya que la fijación de nitrógeno podría sustituir los fertilizantes químicos nitrogenados, y por otro en *E. coli* por su relevancia médica y por su utilidad para evaluar las fuerzas evolutivas en microorganismos con historias de vida muy diferentes.

15.2.1 Eubacterias fijadoras de nitrógeno

Se ha analizado la variación y diversidad genética de las eubacterias endófitas fijadoras de nitrógeno de las especies *Gluconacetobacter diazotrophicus*, *Azospirillum brasilense*, *Klebsiella pneumoniae*, *Burkholderia unamae*, *B. tropica* y *B. vietnamiensis* asociadas a plantas de interés agrícola. La mejor estudiada es *G. diazotrophicus*; la investigación en esta especie se realizó en diferentes variedades de caña de azúcar, cafeto y piña de regiones productoras de Guerrero, Morelos, Puebla, Sinaloa y Veracruz y se evaluaron los tipos electroforéticos (ET) que son definidos por una combinación distintiva de alelos para loci enzimáticos. Los resultados y el origen de las cepas se encuentran en el cuadro 15.2 (Fuentes-Ramírez *et al.* 1993; Caballero-Mellado *et al.* 1995; Jiménez-Salgado *et al.* 1997; Tapia-Hernández *et al.* 2000).

Los niveles de variación genética entre individuos y la diversidad genética de poblaciones endófitas de *G. diazotrophicus* son de los más bajos encontrados entre todas las especies bacterianas. En 89.12% de las cepas aisladas tanto del ambiente rizosférico como del endófito de las plantas de cultivo no se encontró ninguna variación alélica, todas tenían el perfil de movilidad electroforética ET-1; en el restante 10.88% se identificaron ocho diferentes ET.

La media del nivel de diversidad genética de las poblaciones de *G. diazotrophicus* fue de $H = 0.266$; no obstante, depende considerablemente del origen de aislamiento, de la planta hospedera y su ambiente, y del nivel de fertilización nitrogenada de los cultivos. En la piña y la caña de azúcar con altos niveles de fertilización no se detectó variación ($H = 0$), únicamente el genotipo ET-1 fue identificado y además presentaba el mismo perfil de plásmidos. Se encontró algo de variación en las cepas provenientes de cultivos de caña de azúcar y cafeto fertilizados con bajos niveles de nitrógeno o incluso sin fertilizar; la caña de azúcar tuvo dos variantes alélicas en una de las doce enzimas analizadas y en el café se identifica-

Cuadro15.2 Diversidad genética y perfil de alelos en 12 loci de poblaciones de *G. diazotrophicus* asociadas con plantas cultivadas en México

Planta hospedera	Regiones	Número de variedades	Fertilización N, kg/ha	Número de cepas	Marcador	ET	*A*	*Hm*
Caña azúcar fertilizada	6[a]	20	120-300	65	enzimas multilocus	1	1	0
Piña	3[b]	3	00	50	enzimas multilocus	1	1	0
Caña azúcar no fertilizada	4[c]	4	00-80	3, 2, 1	enzimas multilocus	1, 2, 3	1.17	0.111
Cafeto[e]	1[d]	1	120-180	7, 4, 2, 2, 1, 2, 1	enzimas multilocus	1, 8, 9, 10, 11, 12, 14	1.83	0.286
Total				**140**		—	**1.92**	**0.266**

Abreviaturas: ET = tipos electroforéticos; *A*= media del número de alelos; *Hm* = heterocigosidad media.
[a] Cuautla y Yautepec, Morelos; Atencingo, Puebla; Culiacán, Sinaloa.; Córdoba y Orizaba, Veracruz.
[b] Cuautla, Morelos; Tecpan de Galeana, Guerrero; La Guadalupe, Veracruz.
[c] Tapachula, Chiapas; Atoyac, Guerrero; Xicotepec y Huitzilan, Puebla.
[d] Isla, Veracruz.
[e] Las cepas identificadas con los ET 2, 3, 9, 11 y todas las del ET-1, excepto tres cepas, fueron aisladas del ambiente endófito; los cepas de los ET 8, 10, 12, 14 y 3 cepas del ET-1 fueron aisladas de la rizosfera de plantas de café.

ron variantes en dos enzimas. La mayor variación y diversidad genética fue encontrada en las cepas aisladas del cafeto ($H = 0.286$): se identificaron 7 ET, con sólo el ET-1 en común con las otras especies de plantas; 5 ET (8, 10, 12, 14 y 3 cepas del ET-1) fueron identificados entre cepas aisladas de la rizósfera y 50% de las enzimas multilocus analizadas presentaron dos o tres variantes alélicas.

Así, un genotipo, ET-1, predomina significativamente en número y distribución entre plantas hospederas y regiones geográficas sobre cualesquiera de los otros genotipos identificados entre las poblaciones de *G. diazotrophicus*. Se desconoce si la relación entre la diversidad genética y el uso y dosis de los fertilizantes es un efecto directo del nitrógeno sobre las poblaciones bacterianas (Muthukumarasamy *et al.* 2002) o un efecto indirecto del nitrógeno al cambiar la fisiología y el metabolismo de las plantas (Muñoz-Rojas y Caballero-Mellado 2003); se cree también que puede estar asociado con el pH ácido. La escasa variación encontrada en México contrasta con la mayor diversidad genética encontrada en las cepas de caña de azúcar en Brasil, donde la aplicación de los fertilizantes nitrogenados es mucho menor. Por otro lado, parece ser que existe una alta probabilidad de encontrar mayor diversidad genética en las poblaciones endófitas de *G. diazotrophicus* asociadas a la caña de azúcar, el cafeto y la piña en el centro de origen de estas plantas (ninguna de las cuales corresponde a nuestro país) o, desde el punto de vista de la coevolución, en las poblaciones asociadas a la especie de planta hospedera original.

15.2.2 Rizobios

Los resultados de las bacterias endófitas contrastan con las bacterias fijadoras de nitrógeno conocidas como rizobios, que se establecen en las raíces o tallos de leguminosas en órganos llamados nódulos. La mayoría de los estudios en México se han realizado en el frijol *Phaseolus vulgaris* (cuadro 15.3) principalmente con la electroforesis de enzimas metabólicas, aunque en algunos trabajos se analizaron además cepas de otros orígenes con rp-PCR o secuencias como marcador (Piñero *et al.* 1988; Martínez-Romero *et al.* 1991; Bernal y Graham 2001; Silva *et al.* 2005). Por otro lado, la sistemática de los rizobios está en constante revisión, por lo que algunas de las cepas han sido reclasificadas.

En lo que concierne a México, en primer lugar resultó que una amplia colección de cepas catalogadas como *Rhizobium phaseoli* biovariedad *phaseoli* en realidad contenía alrededor de siete especies diferentes (Piñero *et al.* 1988). Resulta, por otro lado, que en los rizobios es común encontrar que unos cuantos genotipos ocupan la mayor parte de los nódulos, lo que se mide mediante el índice de riqueza de cepas (Núm. de genotipos/Núm. de cepas). En la mayoría de los estudios la heterocigosidad es alta, sin embargo, los índices de diferenciación genética estimados no son del todo comparables ya que fueron calculados para distintos niveles: entre plantas, entre parcelas, entre años, entre localidades o entre especies, según los objetivos particulares de cada estudio. Por otro lado, se ha encontrado que el intercambio genético es frecuente dentro de las especies pero no entre especies, aun entre poblaciones simpátricas que nodulan a las mismas plantas. También se ha encontrado que la migración es una fuerza evolutiva importante que ocurre a diversas escalas locales y globales (Vinuesa y Silva 2004), lo que se ve reflejado en bajos o nulos valores de diferenciación (G_{ST}) genética.

En general puede decirse que en México la variabilidad de las bacterias que producen nódulos en las raíces de los frijoles y que fijan el nitrógeno atmosférico es de las mayores del mundo, lo cual ha permitido identificar cepas diferentes que han contribuido a desarrollar aplicaciones de tecnología agrícola.

15.2.3 *Escherichia coli*

Las colecciones de cepas en nuestro país cuentan aislados de México, la Antártida y Australia en una serie de bacterias de interés (*Rhizobium, Pseudomonas, Bacillus, Arthrobacter, Exiguobacterium* y *Cianobacteria*, entre otros). La diversidad genética de *Escherichia coli* se ha analizado con isoenzimas, separando las bacterias según su lugar de origen y hospedero (cuadro 15.4) y se ha estudiado la diversidad de secuencias de ADN en genes que pueden tener o no un papel en la patogénesis y genes asociados a la isla de patogenicidad (LEE) (cuadro 15.5). Estas cepas fueron colectadas en mamíferos de México y la diversidad genética es la más alta reportada para cualquier organismo en el resto del mundo ($H = 0.732$). Otro resultado importante en torno a estos estudios es que al parecer *E. coli* no es el organismo paradigmático clonal, sino que tiene un panorama mucho más complejo con más recombinación de la que se creía, lo cual resulta importante para la discusión sobre qué tan clonales o sexuales son las bacterias. Al parecer, en un hospedero se siguen los patrones de clonalidad, pero al aumentar filogenéticamente la muestra (familia, orden, clase, etc.) esta se va perdiendo (Souza *et al.* 1994).

Cuadro15.3 Estudios sobre la diversidad genética de rizobios en México basados en electroforesis de enzimas

Clasificación	Localidad/sitio	Hospedero	*H* (Núm. loci)	Índice de riqueza de cepas	G_{ST}	Referencia
		Rizobios				
R. etli bv. *phaseoli* no simbióticos	Morelos	Suelo rizosférico de *Phaseolus vulgaris*	0.504 (9)	1	—	
R. etli bv. *phaseoli*	Morelos	*Phaseolus* spp.	(6-9)	—	—	Souza *et al.* 1994
	Morelos (sitio A)	*P. vulgaris* cultivado 1987	0.50	0.45	—	
	Morelos (sitio A)	*P. vulgaris* una planta cultivada	—	0.21	—	
	Morelos (sitio A)	*P. vulgaris* cultivado 1988	0.41	0.35	0.17 (32)	
	Morelos (sitio B1)	*P. vulgaris* silvestre 1987	0.22	0.25	—	
	Morelos (sitio B1)	*P. vulgaris* una planta silvestre	—	0.50	—	
	Morelos (sitio B1)	*P. vulgaris* silvestre 1988	0.12	0.24	0.76 (42)	
	Morelos (sitio B2)	*P. coccineus* silvestre1988	0.19	0.67	0.62 (8)	
	Morelos (sitio B3)	*P. coccineus* silvestre 1988	0.06	0.22	0.88 (6)	
	Morelos (sitio C)	*P. coccineus* silvestre 1988	0.34	0.85	0.31 (9)	
Bradyrhizobium sp.	Estado de México	*Lupinus montanus, L. campestris* y *L. exaltatus*	0.70 (5)	0.66	—	Barrera *et al.* 1997
B. japonicum	Morelos	*L. montanus, L. campestris* y *L. exaltatus*	0.57	0.35	—	
	Total		**0.65**	**0.45**	**0.03 (2)**	

Cuadro15.3 [*continúa*]

Clasificación	Localidad/sitio	Hospedero	*H* (Núm. loci)	Índice de riqueza de cepas	G_{ST}	Referencia
	Durango	*P. vulgaris*	0.105 (7)	0.11	—	Vásquez-Arroyo *et al.* 1998
R. etli bv. *phaseoli*	Morelos, tratamientos de fertilización	*P. vulgaris* varios cultivares	(9)	—	—	Caballero-Mellado y Martínez-Romero 1999
	Sin fertilizar	Pinto Villa	0.59	0.50	—	
	Fertilizado		0.26	0.20	—	
	Sin fertilizar	L3111	0.59	0.30	—	
	Fertilizado		0.40	0.25	—	
	Sin fertilizar	Negro Xamapa	0.39	0.40	—	
	Fertilizado		0.37	0.55	—	
	Sin fertilizar	N8116	0.55	0.65	—	
	Fertilizado		0.41	0.55	—	
	Sin fertilizar	Pinto Villa	0.46	0.55	—	
	Nitrato de amonio		0.34	0.40	—	
	Cloruro de amonio		0.30	0.40	—	
	Sulfato de amonio		0.27	0.40	—	
R. etli bv. *phaseoli*	Puebla	*P. vulgaris* y *P. coccineus*	(6)	—	—	Silva *et al.* 1999
	Parcela A		0.52	0.49	—	
	Parcela B		0.35	0.26	—	
	Parcela C		0.47	0.34	—	
	Parcela D		0.34	0.35	—	
	Parcela E		0.55	0.46	—	
	Parcela F		0.33	0.41	—	
	Parcelas ABC		0.52	0.29	0.062* (3)[d]	
	Parcelas DEF		0.48	0.31	0.046* (3)[d]	
	Total		**0.53**	**0.26**	**0.072* (6)**[d]	

Cuadro15.3 [*concluye*]

Clasificación	Localidad/sitio	Hospedero	*H* (Núm. loci)	Índice de riqueza de cepas	G_{ST}	Referencia
R. gallicum bv. *gallicum*	División I		0.40	0.51	—	Silva *et al.* 1999
R. etli bv. *phaseoli*	División III		0.35	0.20	—	
	Puebla	*P. vulgaris*	(6)	—	—	
R. gallicum bv. *gallicum*	Parcela B 3 años		0.39	0.67	0.045 (3)[d]	Silva *et al.* 2003
R. etli bv. *phaseoli*			0.35	0.29	0.073 (3)[d]	
	Total		**0.501**	**0.34**	**0.285* (2)**[d]	
Sinorhizobium meliloti	Guanajuato 12 poblaciones	*Medicago sativa*	0.397 (9)	0.20	0.150 (12)[d]	
	Texcoco		0.111	0.15	—	
	Cuernavaca	*M. lupulina*	0.185	0.36	—	Silva *et al.* 2007
	Guanajuato, Texcoco y Cuernavaca		0.397	0.18	0.000 (3)[d]	
S. medicae	Guanajuato, Texcoco y Cuernavaca	*M. sativa, M. lupulina*	0.000	0.20	—	
		Otras bacterias				
Gluconacetobacter diazotrphicus	Veracruz, Sinaloa y Puebla	*Saccharum officinarum* y chinche harinosa	0.000 (12)	0.04	—	Caballero-Mellado y Martínez-Romero 1999
Klebsiella spp.	Colima y Morelos	*Musa* spp.	(10)	0.24	—	Martínez *et al.* 2003

H = heterocigosidad, como índice de diversidad genética; *Índice de riqueza de cepas*: núm. genotipos/núm. cepas; G_{ST} = índice de diferenciación genética. Entre paréntesis se indica el número de poblaciones incluidas; * = valores significativamente diferentes de 0; [d] = Poblaciones en las que se determinó estadísticamente la significancia del valor de G_{ST}.

Cuadro15.4 Diversidad genética de cepas de *E. coli* con 12 loci polimórficos de isoenzimas

Origen de la cepa	*n*	*He*	G_{ST} (±S.E.)	p
Australia	41	0.566		
México	131	0.705		
ECOR	13	0.489	0.047 (0.014)	0.00001
Carnivora	34	0.653		
Rodentia	51	0.657		
Marsupialia	28	0.603		
Primates	22	0.658		
Chiroptera	14	0.665		
Artiodactyla	11	0.511		
Perisodactyla	10	0.608		
Aves	10	0.63	0.075 (0.017)	0.00001
Omnívoro	66	0.646		
Granívoro	28	0.645		
Carnívoro	12	0.671		
Herbívoro	50	0.645		
Insectívoro	23	0.672	0.025 (0.007)	0.126
Total México	110	0.698	0.044 (0.012)	0.0052
Total Australia	41	0.566	0.01 (0.01)	1
Roedores Australia	17	0.515		
Roedores México	34	0.639	0.098 (0.03)	0.00001

n = número de muestras; *He* = heterocigosidad esperada (diversidad genética); G_{ST} = índice de diferenciación genética; p = significancia estadística con prueba de independencia de χ^2. Datos de Souza *et al.* 1999

Los resultados anteriores de *E. coli* corresponden a su nicho comensal, es decir, cuando no afectan al hospedero y forman parte de su flora intestinal. Sin embargo, cuando esta bacteria invade regiones del cuerpo humano diferentes al colon se le considera un patógeno. Los estudios de diversidad genética (cuadro 15.5) pueden arrojar respuestas sobre el origen de tal patogenicidad así como ayudar a detectar la enfermedad a tiempo. Con este propósito, primero se describió la diversidad y la presencia o no de genes asociados a la LEE, y se encontró que en las cepas del patógeno obtenidas en humanos la isla presentaba todos los elementos para la infección, mientras que en otros animales se encontraba en fragmentos (Sandner *et al.* 2001). Asimismo se encontró una muy alta diversidad genética en los genes asociados a la LEE que son traslocados al hospedero, mientras que los que producen el sistema de secreción tipo III están bajo una fuerte selección purificadora (Castillo *et al.* 2005). Finalmente, se encontró que hay mucha más recombinación de la esperada y que la selección actúa por módulos (Castillo *et al.* 2005). Estos y otros resultados indican que se deben continuar los estudios para establecer marcadores confiables para realizar epidemiología molecular.

15.3 Protozoarios

15.3.1 *Trypanosoma cruzi*

Este protozoario es causante de la enfermedad de Chagas o tripanosomiasis americana, misma que ocurre en las zonas tropicales y subtropicales del continente americano y en islas del Caribe. Se calcula que existen entre 16 y 18 millones de personas infectadas en Latinoaméri-

Cuadro15.5 Diversidad de secuencias de ADN en genes cromosomales (genes que pueden tener o no un papel en la patogénesis y genes asociados a la isla de patogénesis LEE) en *E. coli*

Gen	ns	Tamaño	k	Sitios conservados	Sitios polimórficos	π	θ
Putp	47	696	26	629	67	0.023 (0.0002)	0.021 (0.0009)
gapA	67	663	20	508	155	0.013 (0.0006)	0.048 (0.0016)
mutS	29	453	19	341	111	0.009 (0.0003)	0.029 (0.0018)
mdh	98	825	50	576	249	0.020 (0.0005)	0.058 (0.0014)
*fim*A	52	555	34	422	133	0.068 (0.0004)	0.050 (0.0020)
tir	16	1 704	14	910	794	0.203 (0.0054)	0.143 (0.0128)
eae	32	2 811	18	1 073	1 138	0.186 (0.0017)	0.109 (0.0074)
espB	20	798	10	439	359	0.185 (0.0034)	0.126 (0.0096)

ns = número de secuencias analizadas; Tamaño: tamaño de la secuencia en pares de bases; k = número de secuencias diferentes; sitios conservados: número de bases que no cambian entre las secuencias analizadas; sitios polimórficos: número de sitios que son diferentes entre secuencias; π = diversidad nucleotídica entre dos secuencias al azar; θ = parámetro relativo de mutación. Fuente: Castillo *et al.* 2005.

Cuadro15.6 Variación genética en el hongo *Lophodermium nitens*

	n	*S*	*k*	*h*	π	θw	*K*	*Ne*
				Act				
FVT	19	17	12	0.906	0.01444	4.864	2.772	1.92×10^6
SMO	30	16	13	0.646	0.00745	3.786	1.43	1.49×10^6
BJ	16	9	8	0.875	0.00929	2.712	1.783	1.07×10^6
Total	**65**	**42**	**33**	**0.869**	**0.00769**	**8.221**	**0.012**	$\mathbf{3.24 \times 10^6}$
				chs1				
FVT	22	3	4	0.25974	0.00092	0.823	0.273	2.92×10^5
SMO	21	9	10	0.62857	0.00377	2.78	1.124	9.88×10^5
BJ	16	4	4	0.69853	0.00508	1.479	1.515	5.25×10^5
Total	**60**	**16**	**15**	**0.69605**	**0.00769**	**3.86**	**2.292**	$\mathbf{1.37 \times 10^6}$

n = tamaño de la muestra; *S* = sitios segregantes; *k* = número de haplotipos; *h* = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica; θw = tasa de mutación poblacional (por gen); *K* = promedio de diferencias pareadas por gen; *Ne* = tamaño efectivo de la población; FVT = Faja Volcánica Transmexicana; SMO = Sierra Madre Oriental; BJ = Bloque Jalisco.

* *Ne* calculado con una tasa de mutación de 6.6×10^{-9} para Act y 4.72×10^{-9} para *chs1*. Fuente: Salas y Piñero (datos no publicados).

ca (WHO 1991), y en México se estima podrían existir 540 000 individuos seropositivos y 10 854 casos nuevos al año (Schofield y Dujardin 1997) distribuidos principalmente en Veracruz, Chiapas, Jalisco y Morelos (Velasco *et al.* 1992; Trujillo-Contreras *et al.* 1993; Rangel-Flores *et al.* 2001). El parásito se trasmite a los humanos por contaminación con las heces del insecto vector hematófago que generalmente es del género *Triatoma* (véase más adelante para información genética sobre dicho insecto).

Un aspecto importante de *T. cruzi* es su modo de reproducción, mismo que ha sido estudiado con diferentes marcadores que en los ámbitos mundial y nacional arrojaron la misma conclusión: su reproducción es primordialmente por clonación (Tibayrenc y Ayala 1988; Tibayrenc *et al.* 1991), ya que presenta desequilibrio de ligamiento y sus genotipos más frecuentes tienen una distribución geográfica extensa. Ejemplo de esto último es que en 54 regiones de nuestro país se encontró que los aislados de la proteína S4 ribosomal eran altamente homogéneos: 75% mostró un genotipo homocigoto, 37% uno heterocigoto y solo 3% uno diferente (Hernández *et al.* 2001).

Se han reportado tres patrones de isoenzimas, llamados zimodemas (Z1, Z2 y Z3); el Z1 se asocia con el ciclo selvático (vector reservorio) y el Z2 con el doméstico (vector humano) (Miles *et al.* 1981). Posteriormente con análisis del gen del mini exón y con RAPD se agruparon dichos zimodemas en dos grandes grupos genéticos: *T. cruzi* I y *T. cruzi* II (Tibayrenc 1995, 1996; Souto *et al.* 1996). Existe heterogeneidad en los aislados mexicanos utilizando RFLP (Zavala-Castro *et al.* 1992). Los aislados isoenzimáticos de México se relacionan con el Z1 de Brasil, es decir, con el grupo genético I (López-Olmos *et al.* 1998). Dichos aislados están estrechamente relacionados entre sí y son poco variables (homologías de bandas en RAPD de 86 a 99%); además el promedio de las distancias genéticas (Jaccard) calculadas entre pares de aislados (0.08 ± 0.04) indica un polimorfismo reducido (Bosseno *et al.* 2002).

La investigación de la diversidad genética de este parásito es relevante ya que influye en varios factores epidemiológicos (poder de infección, capacidad patogénica, diversidad antigénica) y por ende en la respuesta inmune. Se ha observado que las cepas mexicanas del genotipo I tienen diferentes grados de virulencia y además la respuesta inmune a antígenos es también distinta dependiendo de si se trata de pacientes sudamericanos o mexicanos (Espinoza *et al.* 1998; Sánchez *et al.* 2001).

15.4 Hongos

Los hongos son un grupo complejo y difícil de estudiar ya que tienen historias de vida complicadas, no es sencillo delimitar individuos, sus poblaciones se forman mediante reproducción sexual, asexual y por fusión (anastomosis) y adicionalmente su propagación va de unos cuantos milímetros a cientos de kilómetros. Dichos problemas se suman a las lagunas de conocimiento que aún tenemos en muchos aspectos de este grupo. La mayoría de los estudios sobre hongos en el mundo se han centrado en patógenos de plantas o humanos (Milgroom 1996). En México se sigue esta tendencia; se tienen estudios para una sola especie de hongo no patógeno: *Lophodermium nitens*, mientras que se han estudiado cuatro géneros que incluyen especies de importancia médica: *Candida* sp., *Sporothrix schenckii*, *Aspergillus fumigatus* e *Histoplasma capsulatum*.

15.4.1 Hongos no patógenos: *Lophodermium nitens*

L. nitens (Eukaryota: Fungi: Ascomycota: Pezizomycotina: Leotiomycetes: Rhytismatales: Rhytismataceae) es un hongo no patógeno endófito obligado de pinos blandos de climas templados (Minter 1981). En nuestro país crece dentro de acículas de más de un año de *Pinus strobiformis*, *P. ayacahuite* y *P. chiapensis*. No tiene importancia económica, pero su estudio puede arrojar resultados interesantes en el campo de la evolución.

La investigación en este organismo se ha hecho con muestras de acículas senescentes de *P. strobiformis* provenientes de Coahuila, Nuevo León y Jalisco. Los marcadores utilizados son secuencias de ADN de dos genes nucleares, el de la quitina-sintasa (*chs1*) y el de la actina (*act*). Esta información, junto con los resultados del análisis de diversidad genética, se encuentra en el cuadro 15.6.

Los estimados de tetha (θw, véase cuadro 15.6) son altos cuando se los compara con los obtenidos para otros hongos. Por otro lado, en *chs1* se encontraron 15 haplotipos diferentes y en *act* 30. De los 15 haplotipos de *chs1*, 66% son de una sola aparición; un haplotipo está presente en 52% de la muestra total, y es además el haplotipo más frecuente en las poblaciones de Coahuila (66%), Nuevo León (49%) y Morelos (85%); sin embargo, está ausente de la población de Jalisco. En el caso de *act*, 73% de los haplotipos son de copia única; de igual modo uno existe en todas las poblaciones salvo en Jalisco. Este hecho se comprueba con los valores de F_{ST} (0.23 y 0.69; *act* y

chs1, respectivamente) que sugieren que hay diferenciación entre las poblaciones muestreadas. Con ambos marcadores, la población de Jalisco es la más diferenciada respecto al resto (Salas y Piñero, datos no publicados).

El exceso de haplotipos de baja frecuencia es evidencia de crecimiento poblacional; sin embargo, Jalisco no lo ha hecho de igual manera que el resto de las poblaciones. Se estimó que dicha población divergió del resto hace alrededor de 521 000 años, mientras que Morelos y algunas poblaciones de Coahuila y Nuevo León lo hicieron hace 440 000. El flujo de individuos se ha mantenido de Coahuila y Nuevo León hacia Morelos. Todo lo anterior apunta hacia una división este-oeste en el centro del país, junto con una relación espacio-temporal más cercana de la Faja Volcánica Transmexicana con la Sierra Madre Oriental.

15.4.2 Hongos patógenos: *Histoplasma capsulatum*

En lo que concierne a los hongos patógenos, de las especies de importancia médica estudiadas en México, solo la investigación en *H. capsulatum* tiene continuidad y suficiente información. Se trata de un ascomiceto de la familia Onygenaceae cuyo anamorfo lleva el nombre antes mencionado y cuyo telomorfo se conoce como *Ajellomyces capsulatus*. *H. capsulatum* es el agente etiológico de la histoplasmosis, una de las micosis más trascendentales de América. La forma filamentosa multicelular (micelial) es saprobia y no resulta patógena, mientras que la forma de levadura es un parásito facultativo de mamíferos (Kwon-Chung 1972a,b; McGinnis y Katz 1979). Esta micosis puede afectar a seres humanos, sobre todo a personas con sida. Los análisis en *H. capsulatum* abarcan su polimorfismo cromosómico, diversidad genética, filogenia y filogeografía, y constituyen información importante desde el punto de vista médico.

Las cepas Downs y G-217B de Estados Unidos y la G-186 de Panamá son las más utilizadas como referencia de estos hongos. El análisis del polimorfismo cromosómico en dichas cepas arrojó resultados que fluctuaron entre ploidías haploide, diploidía parcial o aneuploidía, junto con el hallazgo de minicromosomas (Steele *et al.* 1989; Carr y Shearer 1998). Posteriormente, Canteros *et al.* (2005) trabajaron con aislados clínicos procedentes de Argentina, Guatemala y México, y obtuvieron entre cinco y siete bandas cromosómicas. México sobresale, ya que en tres casos se encontraron los cromosomas de mayor tamaño (de 11.1 y 11.2 Mdp). En otro aislado mexicano se detectaron minicromosomas (Canteros *et al.* 2005), hecho importante médicamente hablando, ya que en otros hongos se han asociado con cepas virulentas (Han *et al.* 2001; Hatta *et al.* 2002). Con CHEF recientemente se encontró un polimorfismo cromosómico mayor, tanto en los tamaños de las bandas como en los números; la mayoría de los aislados de México presentaron cinco o seis bandas (Canteros 2005). En este mismo estudio se formaron 10 EK en el dendograma generado (coeficiente de Dice y UPGMA tolerancia de 3%).

Salas-Ríos *et al.* (1998) mediante RFLP encontraron 10 patrones polimórficos al comparar pacientes infectados con sida y el hongo y las cepas de referencia antes mencionadas. Los autores definen por primera vez la presencia de un patrón similar al de la cepa Downs en casos clínicos mexicanos. De manera similar, Reyes-Montes *et al.* (1998) encontraron con marcadores protéicos (SDS-PAGE y Western Blot) y de ADN (RAPD-PCR) que aislados del hongo de pacientes mexicanos con sida tenían similitudes con las cepas de EUA a pesar de nunca haber estado en el país. Posteriormente Reyes-Montes *et al.* (1999) estudiaron aislados de pacientes con sida y de pacientes sin el VIH y propusieron la existencia de una relación entre la condición de infección con el virus y la caracterización molecular del hongo.

Para el estudio del polimorfismo del ADN genómico el uso de RAPD resultó muy útil (Sahaza-Cardona *et al.* 2003; Sahaza-Cardona 2004), en 37 aislados de Colombia, México, Argentina, Guatemala y en las cepas de referencia se encontraron tres grupos con un coeficiente cofenético de correlación bastante alto ($r = 0.94$ y $P = 0.001$). La posible relación entre la resistencia del huésped y su procedencia geográfica con un genotipo particular de *H. capsulatum* fue investigada con el polimorfismo genético revelado por RAPD de aislados de Argentina, México, Guatemala y las cepas de referencia; mediante los análisis de correlación múltiple se demostraron relaciones significativas entre el genotipo y el origen y con el genotipo y la condición inmunológica del paciente (Canteros 2005).

En el estudio de Taylor *et al.* (2005) los valores de diversidad nucleotídica (π) y los análisis de NJ y MP revelaron una población muy homogénea del hongo en murciélagos residentes (*Artibeus hirsutus*) y migratorios de corta distancia (*Leptonycteris nivalis* y *L. curasoae*) del centro del país, lo que contrasta con la mayor diversidad nucleotídica (π de 0.01 a 0.3) encontrada en aislados del murciélago migratorio a larga distancia *Tadaria brasiliensis* (véase más adelante el apartado de murciélagos para mayor información sobre esta especie).

La filogenia de *H. capsulatum* y sus variedades se ha realizado mediante la detección de secuencias parciales del ADN de cuatro genes (*arf, H-anti, ole* y *tub1*). Inicialmente Kasuga *et al.* (1999) agruparon las tres variedades taxonómicas y formaron seis poblaciones genéticas distintas. Las aportaciones mexicanas a la filogenia del hongo han enriquecido los datos, al incrementar el número de aislamientos de casos clínicos de Latinoamérica y de murciélagos. Los aislamientos procedentes de México mostraron un mayor polimorfismo genético, no así los de Argentina (Sahaza-Cardona *et al.* 2003; Sahaza-Cardona 2004). La gran diversidad genotípica y fenotípica apoya el concepto de que *H. capsulatum* es una especie críptica o un complejo de especies.

Filogeográficamente este hongo patógeno fue dividido en ocho clados bien definidos: Norteamérica 1, Norteamérica 2, Latinoamérica A (donde se encuentran los aislados de México), Latinoamérica B, Australia, Holanda-Indonesia, África y Eurasia. La dispersión mundial de *H. capsulatum* fue rápida, entre 3.2 y 13 millones de años y, dada la diversidad genética, se ha propuesto que dio inicio a partir del clado Latinoamérica A, durante el Plioceno y Mioceno (Kasuga *et al.* 2003).

Se considera que la dispersión de este hongo está posiblemente más asociada a mamíferos pequeños, particularmente murciélagos, que a la infección en humanos. Actualmente existe investigación en desarrollo en este ámbito.

15.5 Plantas

15.5.1 Pináceas

Los estudios se han centrado en el género *Pinus* seguido de *Abies* y *Picea.* El género *Pinus* es particularmente relevante ya que México cuenta con más de la mitad de las especies de *Pinus* del mundo (Price *et al.* 1998) y un alto grado de endemismos (34 especies; Perry 1991), lo que lo convierte en el segundo centro de diversidad de este género. Debido a esta condición la mayoría de los estudios se han realizado en especies endémicas, raras o en peligro de extinción.

En el cuadro 15.7 se presentan los marcadores moleculares utilizados y los datos de diversidad genética obtenidos para cada especie. De manera general, el promedio de la heterocigosidad encontrada para *Pinus* es de $He = 0.251$ con isoenzimas y $He = 0.296$ con microsatélites; para *Abies* de $He = 0.0975$ y para *Picea* de $He = 0.110$. En cuanto a la estructura genética de *Pinus* y *Abies* se encontró que existe una diferencia marcada entre las poblaciones ($F_{ST} = 0.158$ y $R_{ST} = 0.291$ en promedio en *Pinus*, y $F_{ST} = 0.179$ en promedio en *Abies*) mientras que estos valores son ligeramente menores en *Picea* ($F_{ST} = 0.117$ en promedio).

El análisis de coalescencia en las especies de pinos sugiere que *P. nelsonii, P. rzedowksii, P. montezumae* y *P. pseudostrobus* han mantenido estable el tamaño de sus poblaciones a lo largo de su historia, a diferencia de *P. pinceana* y *P. lagunae.* Con el análisis de clados anidados y con microsatélites de cloroplastos se han determinado diferentes escenarios filogeográficos para algunos linajes: para *P. montezumae* una expansión ancestral este-oeste desde Hidalgo hacia el centro del país (Puebla, Tlaxcala y Morelos); para *P. pseudostrobus* eventos de flujo génico ancestrales en la porción oeste (Michoacán) y centro de la Faja Volcánica Transmexicana; para *P. nelsonii* un proceso de colonización ancestral a gran distancia; para *P. pinceana* un proceso de fragmentación ancestral entre sus poblaciones sureñas (Querétaro e Hidalgo) respecto a sus poblaciones centrales y norteñas (San Luis Potosí, Tamaulipas y Coahuila) que están separadas por la Cuenca del Pánuco.

En conjunto estos resultados han desempeñado un papel importante en los criterios de conservación: para las especies de distribución restringida se han hecho planteamientos *ex situ* e *in situ* que se sustentan sumando los análisis genéticos y filogenéticos a los demográficos y de distribución geográfica. Un ejemplo conciso es el de *P. rzedowskii*, en el que se sugiere conservar sus poblaciones más sureñas ya que filogenéticamente son las más divergentes y su diversidad genética es probablemente la más representativa de la especie (Delgado *et al.* 2008). Del mismo modo, estudios como los análisis de coalescencia y filogeográficos han ayudado a entender los procesos evolutivos y la diversificación de las coníferas en el mundo. Por ejemplo, se encontró que las estimaciones de tiempos de coalescencia de *P. montezumae, P. pseudostrobus, P. pinceana, P. nelsonii, Picea martinezii* y *Picea chihuahuana* concuerdan con los cambios climáticos de las glaciaciones (Millar 1993; Cuenca *et al.* 2003; Ledig *et al.* 2004).

15.5.2 Encinos

Los encinos en México tienen una gran diversidad específica. Valencia (2004) estima en 161 especies el número total (107 endémicas de México), 71 de ellas de la sección *Lobatae* (encinos rojos, de las cuales 61 son endémicas),

Cuadro15.7 Cálculos de la variación genética obtenidos en especies mexicanas de *Pinus*, *Abies* y *Picea*

Taxón	*D*	*NP*	Marcador	*L*	*A*	*He*	R_{ST}/F_{ST}	θ/*Ne*	*Nm*	Referencia
Género *Pinus*										
P. montezumae	A	5	SSRcp	6	14.4	0.409	0.258	17	1.45	Delgado *et al.* 2007
P. pseudostrobus	A	3	SSRcp	6	14.3	0.416	0.166	36	2.51	Delgado *et al.* 2007
P. nelsonii	R	9	SSRcp	4	—	0.264	0.047	2.1	10.14	Cuenca *et al.* 2003
P. pinceana	R	6	SSRcp	4	—	0.521	0.930	3.7	0.04	Escalante 2001
P. rzedowskii	R	4	SSRcp	3	2.3	0.166	0.054	—	8.8	Delgado *et al.*1999
P. maximartinezii	R	1	SSRcp	3	1.0	0	—	—	—	Delgado 2002
P. engelmanni	A	23	Isoenzimas	26	1.4	0.100	0.13	—	1.65	Bermejo 1993
P. ayacahuite var. *strobiformis*	A	—	Isoenzimas	23	—	0.154	0.08	—	2.87	Matheson *et al.* 1989
P. ayacahuite	A	14	Isoenzimas	23	—	0.154	0.22	—	0.88	Matheson *et al.* 1989
P. oocarpa	A	2	Isoenzimas	16	2.2	0.270	—	—	—	Matheson *et al.* 1989
P. lagunae	R	4	Isoenzimas	15	2.5	0.386	0.188	—	1.11	Molina-Freaner *et al.* 2001
P. muricata	R	3	Isoenzimas	19	2.1	0.346	0.161	—	0.564	Molina-Freaner *et al.* 2001
P. radiata	R	2	Isoenzimas			0.091	—	—	—	
P. rzedowskii	R	9	Isoenzimas	14	1.8	0.220	0.175	9	1.5	Delgado *et al.* 1999
P. pinceana	R	5	Isoenzimas	13	2.3	0.374	0.247	—	0.77	Molina-Freaner *et al.* 2001
P. pinceana	R	7	Isoenzimas	27	1.8	0.174	0.152	—	1.39	Ledig *et al.* 2001
P. maximartinezii	R	1	Isoenzimas	27	1.7	0.137	—	—	—	Delgado, 2002
P. culminicola	R	4	Isoenzimas	26	—	0.389	0.075	—	3.1	Martínez 2001
P. greggii	R	8	Isoenzimas	12	—	0.469	0.156	—	1.4	Martínez 2001
Promedio con SSRcp	—	4.6	—	4.3	8	0.296	0.291	14.7	4.6	—
Promedio con isoenzimas	—	6.9	—	20.1		0.251	0.158	9	1.5	—
Género *Abies*										
A. religiosa	A	11	Isoenzimas	10	1.5	0.108	0.25	—	0.75	Aguirre-Planter *et al.* 2000
A. guatemalensis	A	10	Isoenzimas	10	1.4	0.069	0.122	—	1.8	Aguirre-Planter *et al.* 2000
A. hickeli	R	6	Isoenzimas	10	1.5	0.1	0.073	—	3.2	Aguirre-Planter *et al.* 2000
A. flinckii	R	6	Isoenzimas	10	1.6	0.113	0.271	—	0.67	Aguirre-Planter *et al.* 2000
Promedio	—	8.25	—	10	1.5	0.0975	0.179	—	1.605	—
Género *Picea*										
P. chihuahuana	R	10	Isoenzimas	24	—	0.093	0.248	—	0.76	Ledig *et al.* 1997
P. martinezii	R	2	Isoenzimas	22	—	0.111	0.024	—	10.16	Ledig *et al.* 2004
P. mexicana	R	3	Isoenzimas	18	—	0.125	0.079	—	3	Ledig *et al.* 2002
Promedio		5	—	21.3	—	0.110	0.117	—	4.64	—

D = distribución geográfica restringida (*R*) y amplia (*A*); *NP* = número de poblaciones; *L* = número de loci; *A* = número promedio de alelos por locus; *He* = promedio de diversidad genética (heterocigosidad esperada); estructura genética: R_{ST} para microsatélites, F_{ST} para isoenzimas; tamaño efectivo con base en el modelo *IAM* (microsatélites θ; isoenzimas *Ne*); *Nm* = flujo genético.

86 en la sección *Quercus* (encinos blancos, con 47 endemismos) y cuatro en la sección *Protobalanus* (encinos intermedios, una endémica). Su importancia como fuente de leña y de madera para muebles los hacen uno de los recursos forestales más importantes de México, y su gran diversidad ha generado interés en buscar los mecanismos evolutivos que la han propiciado. Particularmente, y desde que surgió el concepto de especie biológica en los años cincuenta y sesenta del siglo XX, los encinos se han utilizado como un grupo poco ortodoxo, en el que ha sido demostrada una gran cantidad de hibridización entre especies taxonómicas y, más aún, la generación de especies mediante dicha hibridización.

Algunas especies de *Quercus* muestran reproducción clonal y sexual, ciclo de vida que tiene consecuencias para los programas de conservación. Tal es el caso de *Q. eduardii* y *Q. potosina* en la Sierra Fría del estado de Aguascalientes (Alfonso-Corrado *et al.* 2004): en un estudio microecológico usando RAPD se pudieron mapear los genotipos de los *ramets* y los *genets* y se encontraron valores significativos de autocorrelación espacial para los *ramets* a distancias pequeñas; sin embargo, la distribución fue aleatoria tanto para *ramets* a distancias mayores de 10 m y para los *genets*. Asimismo, los valores de diversidad genética fueron grandes (He = 0.33 y 0.35 para *Q. eduardii* y *Q. potosina*, respectivamente) y la diferenciación fue pequeña (Φ_{ST} = 0.19 y 0.13, respectivamente).

Por otro lado, los estudios acerca de genética de poblaciones y de filogeografía de encinos han confirmado estos patrones de promiscuidad entre especies. Además, los patrones de variación genética generados se han podido comparar con estudios similares en Europa. En particular, González-Rodríguez *et al.* (2004), mediante el uso de RFLP, encontraron en *Quercus affinis* y *Q. laurinae*, dos especies que hibridizan, mayores valores de variación genética en el cloroplasto, pero una menor diferenciación genética (G_{ST} = 0.499) dentro de cada una de las especies cuando se comparan con otras especies de *Quercus* estudiadas en Europa. Asimismo se encontró evidencia de un patrón filogeográfico usando el estimador N_{ST} (0.566) que mostró ser significativamente mayor que G_{ST}. Aun así este patrón mostró un mosaico en la variación entre las poblaciones, probablemente como consecuencia tanto de la deriva génica como del efecto fundador. También es significativo mencionar que la identidad de los haplotipos fue independiente de las especies consideradas. Es decir, los polimorfismos fueron generalmente compartidos entre las especies aunque en los datos se nota una pequeña diferenciación entre los distintos linajes.

En un estudio más de corte sistemático y filogeográfico, en el que incluso se había descrito una especie (*Quercus dysophyla*) como producto de la hibridización entre dos especies de *Quercus* de la Sierra Madre Oriental (*Q. crassipes*) y de la Sierra Madre Occidental (*Q. crassifolia*), Tovar-Sánchez y Oyama (2004) mostraron que esa hibridización, tanto en el nivel morfológico (17 caracteres) como en el molecular (RAPD), ocurre en un gradiente dentro de la Faja Volcánica Transmexicana. Lo anterior sucede aun cuando la variación genética no se asoció a un modelo de aislamiento por distancia dentro de las poblaciones de cada una de las especies y mostró además un patrón en mosaico.

15.5.3 Epífitas

Aun cuando 10% de la flora mundial es epífita los estudios sobre genética de poblaciones y filogeografía de estas especies son muy escasos. En general muchas de estas plantas tienen propagación vegetativa y, sin embargo, la especificidad del hospedero puede determinar una estructura genética fragmentada.

En este grupo se han estudiado varios géneros como *Aechmea* (Izquierdo 1995) y *Tillandsia achyrostachys* (González-Astorga *et al.* 2004) y, dentro de las orquídeas, *Myrmecophilla christinae* var. *christinae* (Vargas *et al.* 2006) y *Laelia speciosa* (Ávila-Díaz y Oyama 2007). Todos estos trabajos se desarrollaron con marcadores enzimáticos.

Una de las conclusiones más importantes es que se encontró una variación genética alta incluso en ciertas especies conocidas en una sola localidad, como *Aechmea tuitensis*. Asimismo, se encontraron valores significativos de consanguinidad, desde moderados en *Laelia speciosa* (0.216) hasta altos en *Tillandsia achyrostachys* (0.43) y *Myrmecophila christinae* var. *christinae* (0.89-0.96, dependiendo de si el estimado se hizo en juveniles o adultos). Por último, se encontraron niveles de diferenciación genética que van de bajos en *Laelia speciosa* (0.04) a altos en *Myrmecophila christinae* var. *christinae* (0.306-0.383) y *Tillandsia achyrostachys* (0.39).

Los resultados anteriores muestran que en el caso de las epífitas los programas de conservación deben incluir aspectos que atiendan el grado de fragmentación genética y de consanguinidad.

Vainilla

El género de la vainilla es, entre las orquídeas, el único que no tiene un uso hortícola pero que se utiliza en todo

el mundo por su alto valor comercial. Este género de alrededor de 100 especies incluye 15 con un fruto aromático. La más utilizada es la especie *Vanilla planifolia* de Mesoamérica, pero hay otras dos especies también cotizadas y usadas en otras partes del mundo. Tal es el caso de *V. tahitensis* de Tahití y otra especie mesoamericana, *V. pompona*. La taxonomía del género necesita ser revisada (Bory *et al.* 2008), ya que además de haber un importante número de sinonimias, los procesos de poliploidización y de hibridización interespecífica pueden haber desempeñado un importante papel en la especiación.

Hay varios estudios acerca de la variación genética dentro de la especie mesoamericana que es más comercializada, *V. planifolia*. El más completo y reciente es el de Schlüter *et al.* (2007), quienes usando RAPD encontraron tres grupos de poblaciones que podían distinguirse entre sí por su distancia genética. Estos son el grupo de Costa Rica, un grupo mexicano de plantas cultivadas al norte de la Faja Volcánica Transmexicana y otro grupo mexicano de Oaxaca, Chiapas y Quintana Roo que son plantas silvestres o cultivadas recientemente. Los análisis de la variación genética usando el índice de Shannon mostraron los valores más altos en las poblaciones del sur de México. Otro resultado no encontró correlación entre las variedades definidas y su cercanía genética.

15.5.4 Plantas de las zonas áridas, cactáceas y agaves

Alrededor de un tercio de la vegetación del territorio nacional corresponde a las zonas áridas, que de manera general pueden dividirse en el Desierto Sonorense, el Desierto Chihuahuense y el desierto del Valle de Tehuacán. Estos ecosistemas albergan buena parte de los endemismos que elevan la biodiversidad de México, por lo que el análisis de la diversidad genética de sus principales especies es particularmente importante.

Todos los estudios se han realizado en angiospermas con alguna importancia biológica o económica. Muchos se han centrado en las cactáceas columnares, ya que México cuenta con 75 de las 170 especies conocidas, y de las cuales 12 se encuentran bajo cultivo en huertas campesinas y 20 bajo manejo silvícola. Otro porcentaje importante se ha realizado en *Agave*, ya que nuestro país cuenta con 125 de las 166 especies del mundo; a esta cifra pueden sumarse las especies de los géneros *Manfreda*, *Polianthes* y *Prochnyanthes* para formar el mismo grupo monofilético *Agave sensu lato*, cuyas especies prácticamente se restringen a México. Además de la clara importancia económica, los agaves tienen también gran relevancia ecológica como especie clave y dominante.

En el cuadro 15.8 se encuentran los marcadores moleculares utilizados y los datos de diversidad genética obtenidos para especies en estado silvestre de zonas áridas, según el desierto al que pertenecen; en el cuadro 15.9 se presentan los valores encontrados en poblaciones silvestres, cultivadas y manejadas de cactáceas columnares; y el cuadro 15.10 corresponde, en particular, al género *Agave*.

Tanto los niveles de variación genética como los de diferenciación (F_{ST}) detectados para las poblaciones silvestres de cactáceas y otras plantas de zonas áridas están dentro del rango que se ha encontrado para plantas en general (Hamrick y Godt 1990) y RAPD (Nybom y Bartish 2000). Los valores de endogamia son similares o llegan a ser ligeramente superiores a los valores detectados para otras regiones. En el caso particular de *Stenocereus eruca* la diversidad genética de las poblaciones silvestres es relativamente baja ($Ho = 0.040$, $He = 0.154$, cuadro 15.8), lo cual posiblemente se debe a su estrecho rango de distribución en la Península de Baja California. En *Agave* se han encontrado niveles contrastantes de diferenciación genética que probablemente se deban al origen reciente de la mayor parte de las poblaciones (véase cuadro 15.10).

Se ha observado que algunos parámetros de variación genética disminuyen con la latitud. Este patrón se ha detectado en la Península de Baja California en *Lophocereus schottii* y *Stenocereus gummosus;* en la costa del Pacífico en *Kallstroemia grandiflora* y en el Altiplano central en *Agave lechuguilla*. Estos resultados sugieren que las oscilaciones climáticas del cuaternario pudieron influir en la estructura genética de ciertas especies vegetales de las zonas áridas de México, de tal forma que las poblaciones del sur de la distribución de cada especie son las que contienen la mayor diversidad genética. Por lo tanto, los esfuerzos de conservación deberían enfocarse en dichas poblaciones.

Por otro lado, especies que son polinizadas por murciélagos, como *Carnegiea gigantea*, tienen una menor diferenciación genética que las que dependen de insectos, como *Lophocereus schottii*, cuyo polinizador es una palomilla nocturna ($F_{ST} = 0.075$ y 0.43, respectivamente, cuadro 15.8). Otros estudios con polinización muestran que todas las especies de *Agave* producen sustancialmente menos semillas, e incluso ninguna, cuando son autofertilizadas. Con base en esto se ha podido calcular con isoenzimas que la F_{IS} en ausencia de selección se debe totalmente a los procesos de endogamia.

Cuadro 15.8 Diversidad genética en plantas de las zonas áridas de México

Desierto	Especie	Marcador	*NP*	*P*	*A*	*Ho*	*He*	F_{IS}	F_{ST}	Referencia
Sonorense	*Carnegiea gigantea*	Isoenzimas	16	93.3	2.79	0.110	0.129	0.057	0.075	Hamrick *et al.* 2002
Sonorense	*Lophocereus schottii*	Isoenzimas	21	90.3	3.00	0.142	0.214	0.014	0.431	Nason *et al.* 2002
Sonorense	*Pachycereus pringlei*	Isoenzimas	19	91.7	3.14	—	0.212	—	0.076	Hamrick *et al.* 2002
Sonorense	*Stenocereus thurberi*	Isoenzimas	20	62.4	2.36	0.157	0.169	0.036	0.128	Hamrick *et al.* 2002
Sonorense	*Stenocereus gummosus*	Isoenzimas	12	81.8	2.20	0.103	0.290	0.608	0.102	Clark-Tapia y Molina-Freaner 2003
Sonorense	*Stenocereus eruca*	Isoenzimas	8	46.2	1.48	0.040	0.154	0.739	0.069	Clark-Tapia 2000
Sonorense	*Stenocereus eruca*	RAPD	4	70.6	—	—	0.277	—	0.337	Clark-Tapia *et al.* 2005
Sonorense	*Bursera microphylla*	Isoenzimas	14	51.8	1.82	0.112	0.183	0.387	0.178	Hernández 1999
Sonorense	*Bursera hindsiana*	Isoenzimas	9	90.9	2.35	0.262	0.297	0.109	0.162	Vargas 2000
Sonorense	*Olneya tesota*	Isoenzimas	14	71.4	—	0.105	0.250	0.570	0.480	A. Domínguez y L. Hernández np
Sonorense	*Kallstroemia grandiflora*	Isoenzimas	15	71.4	1.92	0.201	0.267	0.242	0.420	Cuevas 2005
Sonorense	*Agave cerulata*	RAPD	5	89.8	—	—	0.237	—	0.098	Navarro-Quesada *et al.* 2003
Sonorense	*Agave deserti*	RAPD	6	78.1	—	—	0.186	—	0.135	Navarro-Quesada *et al.* 2003
Sonorense	*Agave subsimplex*	RAPD	3	75.6	—	—	0.144	—	0.084	Navarro-Quesada *et al.* 2003
Chihuahuense	*Agave victoriae-regina*	Isoenzimas	10	83.0	2.20	—	0.335	0.055	0.236	Martínez-Palacios *et al.* 1999
Chihuahuense	*Agave lechuguilla*	Isoenzimas	11	96.0	2.28	0.351	0.394	0.105	0.083	Silva-Montellano y Eguiarte 2003
Chihuahuense	*Larrea tridentata*	Isoenzimas	17	95.0	3.89	0.322	0.362	0.124	0.116	Duran *et al.* 2005
Tehuacán	*Escontria chiotilla*	Isoenzimas	3	35.9	1.50	0.079	0.134	—	0.075	Tinoco *et al.* 2005
Tehuacán	*Polaskia chichipe*	Microsatélites	3	—	5.93	0.631	0.683	0.071	0.009	Otero-Arnaiz *et al.* 2005b
Tehuacán	*Polaskia chichipe*	Isoenzimas	—	93.3	3.13	0.498	0.389	—	—	Lucio 2006
Tehuacán	*Stenocereus stellatus*	Isoenzimas	19	82.9	2.35	0.208	0.265	—	—	Casas *et al.* 2006
Tehuacán	*Polaskia chende*	Isoenzimas	—	100	3.40	0.421	0.542	—	—	Ruiz-Durán 2006

NP = número de poblaciones; *P* = porcentaje de loci o bandas polimórficas; *A* = número promedio de alelos por locus; *Ho* = heterocigosidad observada; *He* = heterocigosidad esperada bajo Hardy-Weinberg; F_{IS} = medida de la desviación de las proporciones esperadas bajo equilibrio de Hardy-Weinberg; F_{ST} = diferenciación genética.

Cuadro15.9 Diversidad genética y flujo génico entre poblaciones silvestres, sometidas a manejo silvícola y cultivadas de cactáceas columnares de México

Especie	Silvestre			Manejada			Cultivada			Nm	MM (L)	Referencia
	A	*Ho*	*He*	*A*	*Ho*	*He*	*A*	*Ho*	*He*			
Escontria chiotilla	1.500	0.079	0.134	1.500	0.052	0.110	—	—	—	3.271	Isoenzimas (10)	Tinoco *et al.* 2005
Stenocereus stellatus	2.380	0.193	0.253	2.320	0.193	0.270	2.360	0.192	0.289	2.340	Isoenzimas (16)	Casas *et al.* 2006
Polaskia chichipe	3.200	0.507	0.431	3.200	0.508	0.368	3.000	0.478	0.369	5.454	Isoenzimas (15)	Lucio, 2006
Polaskia chichipe	5.933	0.631	0.683	5.267	0.507	0.621	5.933	0.560	0.660		Microsatélites (5)	Otero-Arnaiz *et al.* 2005a
Polaskia chende	3.333	0.417	0.539	3.133	0.420	0.516	—	—	—	2.098	Isoenzimas (15)	Ruiz-Durán 2006

A = número promedio de alelos por locus; *Ho* = heterocigosidad observada; *He* = heterocigosidad esperada bajo Hardy-Weinberg; *Nm* = flujo génico.

Cuadro15.10 Variación genética y diferenciación en el género *Agave* en México. Se distinguen con una letra los subgéneros y se incluye un estudio con *Manfreda*, debido a su cercanía filogenética con *Agave*

Taxón	*NP*	*L*	*He*	*P*	F_{ST}/G_{ST}	Marcador	Referencia
A. lechuguilla	11	13	0.39	96	0.083	Isoenzimas	Silva-Montellano y Eguiarte 2003
A. victoriae-regina	10	10	0.33	83	0.24	Isoenzimas	Martínez-Palacios *et al.* 1999
Manfreda brachystachya	5	8	0.48	100	0.03	Isoenzimas	Eguiarte *et al.* 2000
Media *Agave sensu lato*	8.666	10.3	0.4	93	0.118		
Media (Hamrick *et al.* 2002) 655 especies	12.3	17.3	0.113	34.6	0.228		
A. tequilana	4	124	0.0004	0.08	0	RAPD	Gil-Vega *et al.* 2001
A. subsimplex	3	41	0.144	75.6	0.084	RAPD	Navarro-Quesada *et al.* 2003
A. cerulata	5	41	0.237	89.8	0.098	RAPD	Navarro-Quesada *et al.* 2003
A. deserti	6	41	0.187	78.1	0.135	RAPD	Navarro-Quesada *et al.* 2003
Media silvestres subgénero *Agave* RAPD	4.66	41	0.189	81.2	0.106		
Promedio plantas RAPD, Nybom (2004), 158 estudios	7.9	72.3	0.22 ± 0.21	—	0.34 ± 0.12		

Cuadro15.10 [*concluye*]

Taxón	*NP*	*L*	*He*	*P*	F_{ST}/G_{ST}	Marcador	Referencia
A. garciae-mendozae	4	65	0.24	72.4	0.0976	ISSR	González-González 2004
A. difformis	4	51	0.205	62.7	0.113	ISSR	Rocha 2006
A. sp.	2	43	0.236	76.7	0.064	ISSR	Rocha 2006
A. xylonacantha	4	57	0.201	75.4	0.059	ISSR	Rocha 2006
A. xylonacantha	4	65	0.183	60.4	0.063	ISSR	Colín-Núñez 2006
A. celsii	4	47	0.251	89.4	0.130	ISSR	Rocha 2006
A. striata	4	53	0.243	76.7	0.103	ISSR	Rocha 2006
A. striata subsp. *striata*	6	47	0.1906	48.9		ISSR	Trejo 2006
A. striata subsp. *falcata*	6	47	0.2645	69.4		ISSR	Trejo 2006
A. striata	12	47	0.2793	80.8	0.1922	ISSR	Trejo 2006
Media *Littaea* ISSR	4.9	52.2	0.23	72.5	0.10	ISSR	
A. cupreata (silvestre/viveros)	6	28	0.3691	87.5	0.113	ISSR	Eguiarte *et al.* 2006
A. cupreata	5	36	0.2574	75	0.145	ISSR	Aguirre 2004
A. potatorum	5	36	0.2459	71.6	0.084	ISSR	Aguirre 2004
Promedio subgénero *Agave* ISSR	5.33	33.3	0.29	78	0.114		
Promedio plantas ISSR, Nybom (2004), 13 estudios	10.3	54.9	0.22 ± 0.08	—	0.35 ± 0.25		

NP = número de poblaciones; *L* = número de loci; *He* = promedio de heterocigosidad esperada por población; *P* = porcentaje de loci o bandas polimórficas; F_{ST}/G_{ST} = diferenciación genética.
Fuente: Eguiarte *et al.* 2000; Good-Ávila *et al.* 2006.

Muchas plantas de zonas áridas, especialmente las cactáceas y las agavaceas son conocidas por su capacidad de crecimiento clonal o vegetativo, y este sistema de reproducción ha sido históricamente el mecanismo de propagación silvícola. Con este antecedente se han llevado a cabo análisis para discernir la importancia de la propagación vegetativa frente a la reproducción sexual en poblaciones silvestres. Aún no hay muchos resultados, pero se determinó, por ejemplo, que en *Stenocereus eruca* de cada diez plantas muestreadas al azar solo dos tienen genotipos iguales, por lo que en este caso la reproducción sexual tiene mayor importancia en el reclutamiento de nuevos individuos, y por ello debe considerarse este sistema al producir plantas en vivero con fines de conservación. Por otro lado, las poblaciones silvestres de especies de *Agave* (cuadro 15.10, por ejemplo *A. cerulata* y *A. striata*) generalmente presentan niveles elevados de variación genética, mientras que las poblaciones cultivadas tienden a tener muy poca diversidad, ya que es común que las prácticas de manejo impliquen exclusivamente propagación clonal. Por ejemplo, Gil-Vega *et al.* (2001) en un estudio con RAPD encontraron que *A. tequilana* azul es solo un genotipo de *A. angustifolia*, con poca variación (*He* = 0.0004) y en las plantaciones que se ha detectado más variación es de alrededor de una cuarta parte de la que se encuentra en poblaciones silvestres (Vargas-Ponce 2007). El mismo proceso de erosión genética sucede en el henequén de Yucatán (*A. fourcroydes*) que es una variedad pentaploide de *A. angustifolia* (Colunga-GarcíaMarín *et al.* 1999).

Agave es un género relativamente joven (unos 10 millones de años) que sufrió recientemente una espectacular radiación adaptativa (Eguiarte *et al.* 2000). A pesar de su importancia económica se sabe relativamente poco sobre sus recursos genéticos y cómo el manejo humano puede afectar tanto poblaciones silvestres como domesticadas. La baja diferenciación genética en la mayoría de las especies sugiere que no se necesita un número muy grande de poblaciones para conservar la poza génica. Sin embargo, dado que se trata de plantas de vida larga, la variación genética y la alta depresión por endogamia indican que se requiere una gran cantidad de organismos para conservar muestras representativas de la variación.

En lo que respecta a los análisis de poblaciones silvestres, manejadas y cultivadas de cactáceas columnares (cuadro 15.9), en general se ha encontrado que sus grados de diversidad son similares entre sí. Sin embargo, en las poblaciones manejadas *in situ* para obtener frutos de *Escontria chiotilla* la variación genética es menor que en las silvestres, lo que indica que la selección fenotípica que se lleva a cabo está reduciendo la diversidad, aunque el efecto de la domesticación sobre la estructura genética de las poblaciones aún es incipiente. El otro extremo de la historia ocurre en *Stenocereus stellatus*, que también se utiliza para producir frutos en la Mixteca y el Valle de Tehuacán: las poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas resultaron con mayores niveles de heterocigosidad que las poblaciones silvestres (*He* = 0.270, 0.289, 0.253, respectivamente; Casas *et al.* 2006), lo que aparentemente se debe al continuo reemplazo e introducción de plantas asociado con las técnicas tradicionales indígenas (nahuas, popolocas y mixtecos). Esta relación entre el mantenimiento de la biodiversidad y las técnicas tradicionales se explora más a fondo en el capítulo 16 de este volumen. En conclusión, las poblaciones manipuladas pueden ser reservorios de variación cruciales para el mantenimiento de la diversidad de las poblaciones silvestres, siempre y cuando su manejo sea correcto.

15.5.5 Cícadas

Las cícadas son plantas semileñosas que pertenecen al grupo de las gimnospermas y que junto con ginkgo son el grupo más antiguo de plantas vivientes con semilla. México ocupa el segundo lugar en diversidad de especies de cícadas, con alrededor de 50 de las 301 conocidas (Vovides *et al.* 2003).

Los patrones de distribución geográfica del género *Dioon* se ajustan a la topografía del país (González-Astorga *et al.* 2003a; Vovides *et al.* 2003), lo que permite formular hipótesis sobre los patrones de diversidad de especies, el aislamiento geográfico y genético, y los procesos de especiación (González y Vovides 2002).

A pesar de que en el mundo las cícadas son consideradas como un grupo de plantas amenazadas y en peligro de extinción, a la fecha solo se han publicado una veintena de estudios sobre su genética de poblaciones. En cícadas mexicanas se tienen únicamente dos especies para las que se han publicado los datos genéticos y otras cinco con estudios en proceso. Los valores de diversidad genética y los marcadores utilizados se encuentran en el cuadro 15.11.

Los promedios de la diversidad genética para las especies de *Dioon* son 1.8 alelos por locus; 70.2% de loci polimórficos y heterocigosidad esperada de 0.286. Estos parámetros son altos comparados con especies endémicas y con distribución restringida (Hamrick y Godt, 1996) y su distribución concuerda con las hipótesis de los refu-

Cuadro 15.11 Diversidad y estructura genética en especies de cícadas estudiadas en México

Especie	*MM*	*N*	*A*	*P*	*He*	G_{ST}	Referencia
Zamia loddigesii Miq.	Isoenzimas	4	1.80	66.6	0.266	0.790	González-Astorga *et al.* 2006
Microcycas calocoma Miq.	—	7	1.49	48.1	0.170	0.337	Pinares de la Fe *et al.* (datos no publicados)
Dioon sonorense (De Luca, Sábato y Vázq. Torres) Chemnick, T.J. Greg. y S. Salas-Mor.	—	4	2.00	81.6	0.314	0.151	González-Astorga y Vovides (datos no publicados)
Dioon tomasellii De Luca, Sábato y Vázq. Torres	—	5	1.96	83.1	0.309	0.295	González-Astorga y Vovides (datos no publicados)
Dioon caputoi De Luca, Sábato y Vázq. Torres	—	4	1.91	79.0	0.350	0.099	Cabrera Toledo *et al.* (datos no publicados)
Dioon edule Lindl.	Isoenzimas	8	1.44	54.8	0.240	0.075	González-Astorga *et al.* 2003b
Dioon angustifolium Miq.	Isoenzimas	3	1.67	52.4	0.218	0.167	González-Astorga *et al.* 2005

N = número de poblaciones; *A* = promedio de alelos por locus; *P* = porcentaje de loci polimórficos; *He* = heterocigosis esperada; G_{ST} = diferenciación genética entre poblaciones.

gios del pleistoceno. La diferenciación genética promedio para el género *Dioon* (G_{ST} = 0.157) y entre las poblaciones por especie (cuadro 15.11) es muy heterogénea e indica una significativa estructura genética, proceso que puede estar determinado por su alta especificidad de polinizadores (Norstog y Nicholls 1997), el aislamiento genético por distancia (González-Astorga *et al.* 2003b), el efecto reciente de cuellos de botella (González-Astorga *et al.* 2005), el origen más reciente de algunas especies y la fragmentación diferencial tanto natural como antropogénica.

15.5.6 *Salvia hispanica* o chía

Junto con *Chenopodium* y *Amaranthus*, la chía (*Salvia hispanica)* forma parte de las plantas que podrían ocupar el lugar de los cereales en la comida mesoamericana. Particularmente la chía contiene en una gran concentración (alrededor de 10 veces más que cualquier otro cultivo) el ácido graso llamado omega 3 o α-linoleico. Tiene, además, una alta concentración de proteínas (similar al trigo) y un alto contenido de fibra.

En México esta especie está distribuida en bosques de pino en todas las grandes cadenas montañosas, excepto en la Sierra Madre Oriental, donde son raras.

Salvia hispanica es una planta altamente autógama (Cahill 2004) y por ello se esperaría que tuviera una gran proporción de variación genética entre variantes geográficas, lo cual se confirma con los datos basados en RAPD de Cahill (2004). Al mismo tiempo, en ese trabajo se muestra la existencia de una mayor variación en las poblaciones silvestres (índice de información de Shannon-Weaver = 0.15) que en las cultivadas (0.10), lo que señala un patrón de selección direccional en las variedades cultivadas o lo que se ha llamado selección masal. Este patrón es particularmente evidente en las variedades cultivadas comerciales, donde el índice de Shannon-Weaver es 0.02.

El trabajo de Cahill abre la puerta para explorar con más profundidad los aspectos de domesticación, de filogeografía y de genética de la conservación de las especies de este género que son o pueden ser cultivadas, como por ejemplo *Salvia polystachya*.

15.5.7 Frijoles

A los aportes culturales, gastronómicos y nutricionales que en torno a los frijoles ha dado México hay que sumar la importancia biológica, pues nuestro territorio se encuentra en uno de los centros de domesticación de esta planta: los Andes y Mesoamérica, en donde existen cuatro de las cinco especies domesticadas y 45 de las 50 especies del género.

Las dos especies de frijol más importantes son *Phaseolus vulgaris* (frijol común), cuyo centro de domesticación está ubicado en el centro-occidente de México (Jalisco, Michoacán y Guanajuato) y *Phaseolus lunatus* (frijol ibes), cuya mayor diversidad de poblaciones silvestres y cultivadas se encuentra en la Península de Yucatán (Ballesteros, 1999; Martínez-Castillo *et al.* 2004). De ambas,

además de ser cultivadas, se encuentran formas silvestres y arvenses.

En las poblaciones silvestres de ambos frijoles se han realizado análisis de la diversidad, estructura genética y flujo genético. Para *P. vulgaris* en las lagunas de Yuriria, Guanajuato, y Cuitzeo, Michoacán (Payró de la Cruz *et al.* 2005; Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005), y para *P. lunatus* en cuatro regiones de agricultura tradicional en la Península de Yucatán (Martínez-Castillo *et al.* 2004). También se analizaron la diversidad, estructura genética, flujo génico y relaciones evolutivas dentro y entre el complejo de poblaciones silvestre-arvense-domesticado. Los marcadores utilizados, la diversidad genética y el resto de resultados de *P. vulgaris* se encuentran en el cuadro 15.12 y los de *P. lunatus* en el cuadro 15.13.

Las poblaciones domesticadas de *P. vulgaris* dentro del complejo silvestre-arvense-domesticada fueron entre dos y cuatro veces más diversas que las variedades comerciales locales y cuatro a nueve veces más diversas que las líneas híbridas. La diversidad genética total dentro de las poblaciones silvestres, arvenses y domesticadas comparando los tres complejos fue similar (0.24, 0.22, 0.26, cuadro 15.12). Dado que los valores de flujo génico fueron cercanos a uno, teóricamente suficiente para contrarrestar la deriva génica o la autogamia, es probable que la selección humana sea el mecanismo evolutivo más importante para mantener la diferenciación silvestre-domesticado (Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005).

En *P. vulgaris* el flujo génico es de las poblaciones silvestres a las domesticadas, mientras que en *P. lunatus* es hasta tres veces mayor en la dirección opuesta (Martínez-Castillo *et al.* 2007). En esta especie las poblaciones arvenses están más relacionadas con las domesticadas que con las silvestres y estas últimas son más semejantes a su cultivo más cercano que al resto de su tipo. En ambas especies los campesinos pueden influenciar la magnitud y las características del flujo génico, entre las poblaciones dentro de cada complejo, mediante el manejo de la distancia entre los cultivos y las poblaciones silvestres, de la diversidad dentro de las variedades tradicionales sembradas, y de la tolerancia y cosecha de poblaciones arvenses (Martínez-Castillo *et al.* 2004 y Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005).

El caso de *P. lunatus* muestra que, manejada correctamente y con lapsos de descanso de por lo menos tres años (Ouédraogo y Baudoin 2002), la intensificación agrícola puede aumentar la diversidad; no obstante, con un manejo inadecuado las poblaciones domesticadas podrían asimilar a las silvestres dado que el flujo génico de las poblaciones domesticadas a las silvestres fue tres veces mayor. En este sentido la conservación *in situ* debe contemplar tanto poblaciones silvestres aisladas como complejos silvestres-arvenses-domesticadas que además pueden incrementar la productividad y la adaptación de las variedades cultivadas. Por otro lado, en esta especie se ha encontrado un alto riesgo de erosión en tiempos muy cortos (Martínez-Castillo *et al.* 2008).

A pesar de que los frijoles son autógamos existe cierto flujo entre las poblaciones, por ejemplo en *P. lunatus*, *Nm* intrarregional = 0.31 a 0.51 y *Nm* interregional = 0.44 (Martínez-Castillo *et al.* 2007); por ende, la introducción de genotipos nuevos y de transgénicos debe ser seriamente considerada como un asunto de bioseguridad, pues el escape de genes provenientes de los Andes y transgenes tanto a poblaciones domesticadas como a silvestres sería probable.

15.5.8 Maíz

Sin duda, de los cultivos de México la planta más importante es el maíz, y representa, en el contexto biológico, un paradigma sobre el proceso de domesticación, que en este caso particular ocurrió en la Cuenca del Balsas en los últimos 6 000 años. Además el maíz ha sido usado ya casi durante 100 años como un modelo para estudiar los procesos genéticos fundamentales. Los estudios en maíz han mostrado en general que la variación de los parientes silvestres, como el teocinte, es mayor que aquella encontrada en el maíz (0.269 y 0.212, respectivamente, Sánchez-Velázquez *et al.* 2000). A lo largo del país y de las regiones agrícolas existe una gran gama de variedades de maíz. En este sentido, para diferentes razas, Doebley *et al.* (1985) encontraron, usando enzimas, una heterocigosidad esperada entre 0.18 y 0.25. Utilizando 93 microsatélites, Fukunaga *et al.* (2005) encontraron valores altos de heterocigosidad (0.33 a 0.50 para las subespecies de la especie *Zea mays* y 0.33 para las especies de la sección Luxuriantes) y de diversidad genética (0.72 a 0.89 para las subespecies de la especie *Zea mays* y de 0.65 a 0.73 para las especies de la sección Luxuriantes).

Se sabe que existe una selección artificial muy intensa, que además se ha localizado en regiones genómicas alrededor de los genes sujetos a selección; por ejemplo, el gen relacionado con el patrón de dominancia apical, *tb1*; los relacionados con la ruta de biosíntesis de almidón, *ae1*, *tb2*, *sh1*, *sh2*, *su1* y *wx1*; y el regulador de la antocianina, *c1*. Usando además un modelo de coalescencia se han explorado con mayor detalle los patrones de variación, y

Cuadro 15.12 Estimadores de diversidad genética en *Phaseolus vulgaris* en poblaciones silvestres, arvenses y domesticadas de diferentes regiones

Complejo, población o variedad	*n*	Tipo de población	*MM*	*P*	*He*	*I*	*Ht*	*Hs*	G_{ST}	*Nm*	Referencia
Jéruco	20	Silvestre	ISSR	59	0.13	0.22	—	—	—	—	Payró de la Cruz *et al.* 2005
	22	Arvense	ISSR	43	0.13	0.20	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005
	21	Domesticada	ISSR	35	0.13	0.19	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005
	20		ISSR	—	—	—	0.19	0.13	0.33	1.04	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005
Tupátaro	22	Silvestre	ISSR	65	0.18	0.28	—	—	—	—	Payró de la Cruz *et al.* 2005
	20	Arvense	ISSR	54	0.13	0.22	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005
	20	Domesticada	ISSR	84	0.26	0.40	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005
			ISSR	—	—	—	0.29	0.19	0.34	0.98	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005
Yuriria	22	Silvestre	ISSR	57	0.13	0.22	—	—	—	—	Payró de la Cruz *et al.* 2005
	22	Arvense	ISSR	57	0.16	0.25	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005
	21	Domesticada	ISSR	68	0.20	0.31	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005
			ISSR	—	—	—	0.23	0.17	0.26	1.39	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005
San Agustín	21	Silvestre	ISSR	35	0.14	0.20	—	—	—	—	Payró de la Cruz *et al.* 2005
Cepio	21	Silvestre	ISSR	57	0.20	0.29	—	—	—	—	Payró de la Cruz *et al.* 2005
Flor de Junio	20	Variedad comercial local	ISSR	22	0.06	0.10	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005
Anita	20	Línea híbrida	ISSR	14	0.03	0.07	—	—	—	—	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005
Total silvestres	**106**			**87**	**—**	**—**	**0.24**	**—**	**0.40**	**0.77**	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005
Total arvenses	**64**			**84**	**—**	**—**	**0.22**	**—**	**0.39**	**0.79**	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005
Total domesticadas	**62**			**95**	**—**	**—**	**0.26**	**—**	**0.26**	**1.4**	Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005

Nombre del complejo, la población o la variedad; *n* = número de plantas; *MM* = marcador molecular; *P* = porcentaje de loci polimórficos; *He* = diversidad genética de Nei (*He*) suponiendo F_{IS} = 0.95; *I* = índice de información de Shannon de las poblaciones estudiadas, suponiendo autogamia predominante (F_{IS} = 0.95); *Ht* = diversidad total; *Hs* = diversidad intrapoblacional; G_{ST} = diversidad interpoblacional; *Nm* = flujo génico, suponiendo autogamia predominante (F_{IS} = 0.95).

Cuadro15.13 Estimadores de la diversidad genética y prueba de Duncan de poblaciones silvestres de *Phaseolus lunatus* en diferentes regiones agrícolas de la Península de Yucatán. Datos de Martínez-Castillo *et al.* 2006

Región agrícola	Población	*MM*	*n*	*A**	*Ae/A*	*Ho**	*He*
Centro-este de Quintana Roo	Holpat	SSR	20	3.38	0.70	0.46	0.54
	Kik	SSR	20	3.38	0.64	0.60	0.48
	Nohcá	SSR	14	3.38	0.67	0.52	0.51
	Media		**44.7**	**3.38^{A}**	**0.67**	**0.53^{C}**	**0.51**
Sureste de Yucatán	Boje	SSR	20	2.87	0.72	0.51	0.47
	San Fernando	SSR	20	2.38	0.70	0.49	0.35
	Media	**SSR**	**20**	**2.63^{B}**	**0.71**	**0.50^{C}**	**0.41**
Noreste de Campeche	Bolonchén	SSR	20	2.37	0.81	0.67	0.41
	Chunchintok	SSR	19	3.13	0.83	0.67	0.57
	Itzinté	SSR	20	3.25	0.85	0.82	0.59
	Media		**19.7**	**2.92^{AB}**	**0.83**	**0.72^{B}**	**0.52**
Sur de Yucatán	Nohcacab	SSR	20	3.13	0.73	0.87	0.53
	Xohuayán-1	SSR	20	3.25	0.77	0.82	0.55
	Xohuayán-2	SSR	20	3.01	0.81	0.90	0.57
	Media		**20**	**3.13^{AB}**	**0.77**	**0.86^{A}**	**0.55**

MM = marcador molecular; *n* = número de plantas; *A* = número promedio de alelos; *Ae/A* = equitatividad de la frecuencia alélica; *Ho* = heterocigosidad observada; *He* = índice de diversidad de Nei (heterocigosidad esperada). La media de los estimadores para cada región agrícola se muestra en negritas.

* Los resultados de la prueba de Duncan para la comparación de las medias de los valores de *Ho* y *A* se muestran como superíndices con las letras *A* a *C*; regiones con la misma letra no son significativamente diferentes ($p \geq 0.05$).

se ha detectado la firma de dicha selección artificial. Así, los valores de variación encontrados en zonas genómicas supuestamente neutrales están entre 1.3 y 2% (Tenaillon *et al.* 2001). Cuando se estudió esta variación alrededor de los genes sujetos a selección artificial se encontraron valores menores, desde casi cero en *tb1* hasta casi 2% en *sh1* (Whitt *et al.* 2002).

Estudios filogeográficos (Buckler *et al.* 2006) en maíz sugieren haplotipos ancestrales en la parte este de la distribución, es decir, en las partes centrales de Oaxaca y la Faja Volcánica Transmexicana usando secuencias de cloroplasto. Asimismo, un modelo sencillo de dispersión parece explicar mejor la distribución de la variación que un modelo que supone aislamiento por distancia, además de que la altitud explicó también una parte significativa de la distribución de la variación genética.

Estos estudios muestran la importancia de elaborar y recabar la información de variación genética en especies cultivadas y apuntan a que el maíz debe ser recuperado en todo el país e investigado con mucha mayor profundidad. En particular sobresale el hecho de que en los últimos tres años, y como consecuencia del abandono de su siembra en muchas partes de México (particularmente en la Cuenca del Balsas debido a razones comerciales), se ha fragmentado y reducido el área de distribución del maíz, lo que ha disminuido la interacción del teocinte con el maíz. A este respecto Wilkes (2007) ha hecho un llamado para recuperar al teocinte como fuente de germoplasma de dicha cosecha.

15.5.9 Chiles (*Capsicum* spp.)

Otro de los cultivos centrales en la dieta de Mesoamérica y actualmente de muchas partes del mundo es el chile. En México, este cultivo ha sido domesticado aparentemente en diversos lugares y de distintas formas. El género *Capsicum* (Solanaceae) comprende alrededor de 30 especies. De ellas, 22 son endémicas de Sudamérica, lo que lo hace un género sudamericano. Solo cinco de las especies, *C. annuum*, *C. frutescens*, *C. chinense*, *C. baccatum* y *C. pubescens*, incluyen variedades domesticadas.

El primer estudio amplio acerca de la variación genética de este cultivo en México se hizo usando isoenzimas (Loaiza-Figueroa *et al.* 1989) con una muestra geográfica

muy amplia (186 muestras), aunque es notorio que no incluyeron ninguna colecta de Sinaloa. Las conclusiones de ese trabajo incluyeron una estructura genética destacable seguramente debido a un sistema de cruzamiento dominado por la autofecundación y quizá por cuellos de botella frecuentes. Esta diferenciación genética tiene una base geográfica importante, lo que llevó a concluir que hay tres especies domesticadas en México: *C. annuum* var. *annuum, C. chinense* y *C. pubescens.* Las formas semidomesticadas y silvestres incluyen otros dos taxa, *C. frutescens* y *C. annuum* var. *glabriusculum.* Más recientemente se hizo un estudio, particularmente en *C. annuum*, usando también isoenzimas (Hernández-Verdugo *et al.* 2001). Se encontró una alta variación genética tanto en cultivos como en poblaciones silvestres (He = 0.408 y He = 0.461, respectivamente) sin erosión aparente causada por la domesticación. Por otro lado, aunque se halló una pequeña diferenciación genética entre poblaciones silvestres (G_{ST} = 0.056), esta fue mayor en poblaciones cultivadas (G_{ST} = 0.167), reforzando la hipótesis de que el sistema de apareamiento y los cuellos de botella producidos por la domesticación han generado estas consecuencias. Por último, la alta distancia encontrada entre los cultivos apunta a que la domesticación ha tomado diferentes direcciones. Estas conclusiones se reforzaron con un estudio posterior (Oyama *et al.* 2006), utilizando RAPD, en el que encontraron que las poblaciones silvestres y cultivadas se resolvieron claramente en un análisis de similitud, así como en un análisis molecular de varianza (17.2% de la variación entre poblaciones) y un análisis de escalamiento multidimensional. Aun así los autores proponen que esta diferenciación puede asociarse no solo con la domesticación sino también con el origen geográfico de las muestras analizadas.

15.5.10 Calabacitas

Las plantas del género *Cucurbita* (que incluye las calabazas y calabacitas) tienen, al igual que muchas especies cultivadas, su centro de origen y de diversidad genética en México; sin embargo hay pocos trabajos (Wilson *et al.* 1994; Montes-Hernández y Eguiarte 2002) en los que se estudia la diversidad genética de cucurbitas mexicanas. En particular, Montes-Hernández y Eguiarte (2002) reportan la variación de dos subespecies: la cultivada, *Cucurbita argyrosperma* subsp. *argyrosperma*, y la silvestre, *Cucurbita argyrosperma* subsp. *sororia*, así como la variación de otra especie cultivada, *Cucurbita moschata*, en seis poblaciones del estado de Jalisco. La heterocigosidad esperada usando marcadores isoenzimáticos fue muy alta (He = 0.407) aunque la diferenciación entre poblaciones conespecíficas fue baja (F_{ST} = 0.087). Se encontraron asimismo dos linajes, uno compuesto por las dos subespecies (cultivada y silvestre) y el otro compuesto por las poblaciones de *Cucurbita moschata*. Las consecuencias que esta estructura genética tiene para el uso de calabacitas transgénicas, dado que además en este género se han reportado hibridizaciones interespecíficas, deben considerarse para la toma de decisiones (Wilson *et al.* 1994; Arriaga *et al.* 2006).

15.5.11 Ciruela mexicana o jocote

La ciruela mexicana o jocote (*Spondias purpurea*) es una especie de árbol de la familia Anacardiaceae que aparentemente ha sido domesticada al menos dos veces de forma independiente (Miller y Schaal 2005). Al igual que otros árboles frutales, esta especie es propagada en forma vegetativa en los traspatios de Mesoamérica. Además de *Spondias purpurea* se cultivan en menor proporción otras especies, como *S. radlkoferi* y *S. mombin* var. *mombin* o jobo que se consume desde México hasta Paraguay y que ocasionalmente se usa también como cerca viva.

En el caso de la ciruela mexicana o jocote, al utilizar el espaciador *trn*G–*trn*S y el modelo de Kimura de dos parámetros se encontró una divergencia en las secuencias de entre 0 y 3.37% para todas las especies de *Spondias* y de entre 0 y 0.86% en *S. purpurea*. Los dos centros aparentes de domesticación, usando una red de haplotipos, incluyen por un lado el oeste de la Faja Volcánica Transmexicana y por el otro el sur de México y América Central. Con las mismas muestras, Miller y Schaal (2006) usaron otros marcadores moleculares (AFLP) para reevaluar los procesos de domesticación, obtuvieron resultados similares a aquellos encontrados con marcadores de secuencia del cloroplasto, y además hallaron una menor variación y una mayor diferenciación (esto último particularmente en las poblaciones de las cercas vivas y de los huertos, probablemente debido al uso de la propagación vegetativa) en poblaciones cultivadas. Sin embargo, en el caso de las plantas cultivadas en traspatios la variación de sus poblaciones fue igual a la de las silvestres.

15.5.12 Aguacate (*Persea americana*)

El aguacate es un cultivo que ha sido utilizado por varios miles de años. El progenitor silvestre incluye tres variedades: *Persea americana* var. *americana*, raza de las in-

dias occidentales (islas del Caribe), *Persea americana* var. *drymifolia*, raza mexicana y *Persea americana* var. *guatemalensis*, raza guatemalteca (Bergh y Ellstrand 1986). El aguacate es una fuente muy rica de alimentación, ya que tiene un contenido de lípidos muy alto (entre 5% y 30% dependiendo de la variedad) y es una fuente importante de vitaminas y antioxidantes. Se han hecho estudios usando marcadores moleculares, como RAPD y microsatélites, sobre todo acerca de las relaciones entre las diferentes razas y variedades (Fiedler *et al.* 1998; Ashworth y Clegg 2003). Estos estudios muestran no solamente las tres variedades descritas, sino también una amplia gama de razas producidas seguramente por eventos de hibridización entre las variedades o por el hecho de que las razas sean más nuevas de lo que se había pensado (Ashworth y Clegg 2003).

Más recientemente se ha publicado un estudio acerca de la cantidad de variación genética usando cuatro genes nucleares (Chen *et al.* 2008) que muestran valores de diversidad genética moderada y muy parecida para los cuatro marcadores nucleares y sin evidencia de selección natural (h = 0.884; π = 0.00658; $\theta_{(\mathrm{Watterson})}$ = 0.00709). Asimismo pudieron separar los efectos de la mutación y la recombinación en la variación genética, y mostraron que la recombinación es menos importante que la mutación como fuente de diversidad haplotípica, a diferencia de lo que se ha encontrado en maíz y cebada.

15.5.13 Algodón

Otro de los cultivos importantes de México es el algodón; de las cuatro especies domesticadas del género *Gossypium*, la que actualmente ocupa 90% de los cultivos de todo el mundo y tuvo su origen en México es *Gossypium hirsutum*. Los primeros registros de su utilización fueron encontrados por McNeish en la Cueva del Maíz en Tehuacán, Puebla (Rodríguez, 2000). Posteriormente fue sembrada y domesticada por las culturas precolombinas mesoamericanas. Actualmente es de donde se extrae la mayor cantidad de aceite de semilla, se utiliza como alimento para ganado, además de diversos usos que tiene la fibra natural en la industria textil, farmacéutica y papelera.

En México se distribuyen aún poblaciones silvestres de esta especie. Estas ocurren principalmente en dunas costeras y selvas bajas caducifolias. Estas poblaciones presentan una estructura genética moderada como producto de los procesos históricos y recientes; la variación genética encontrada en ellas, utilizando microsatélites de cloroplasto, es alta He = 0.80 ± 0.004 (Wegier, 2005) si se compara con estudios realizados en la colección de la Universidad de Texas, con enzimas (Wendel *et al.* 1992) y RFLP (Brubacker y Wendel 1994) de 0.006 y 0.004 para la heterocigosis observada, respectivamente, y que fueron reanalizados por Small *et al.* (1999), quienes además trabajaron con secuencias de deshidrogenasa alcohólica encontrando valores de θw de 0.00024 y 0.00074 para los subgenomas A y D, respectivamente. Por otro lado, Iqbal *et al.* (2001) encontraron que las plantas cultivadas tienen muy baja diversidad genética (índice de similitud pareada > 0.96), resultando evidente que el proceso de domesticación de esta especie causó cuellos de botella y disminuyó la variación genética. Por lo anterior, se hace más importante conservar las poblaciones silvestres que aún quedan en México, ya que las poblaciones que se habían reportado en el sur de Tamaulipas, Veracruz y Tabasco ya están extintas, mientras que las poblaciones de Campeche, Nayarit y Yucatán continúan preservando gran diferenciación intraespecífica.

15.5.14 Otras plantas domesticadas

Mesoamérica es uno de los tres centros de origen de la agricultura (Harlan 1971), junto con el norte de China y el cercano Oriente, por lo que no es de sorprender que una lista significativa de plantas útiles se hayan domesticado y cuenten con parientes silvestres en nuestro territorio. Como hemos visto, tal es el caso del maíz, el frijol, el algodón, el chile, las agaves, la vainilla, la chía, el jocote, el aguacate y ciertas cactáceas columnares que se han tratado en el presente capítulo. Sin embargo, quedan sin mencionar otras especies cuya variación genética es importante e incluso evidente, pero que no cuentan con estudios que utilicen marcadores moleculares o estos son demasiado escasos. Tal es el caso, por ejemplo, del henequén, la guayaba, el xoconostle, el camote y la jícama. En otros casos, como el cacao, los estudios genéticos han estado enfocados a delimitar los orígenes del cultivo. Se ha propuesto que el cacao criollo tuvo su origen en una domesticación en Mesoamérica independiente de la domesticación del cacao forastero de Sudamérica, en particular en la cuenca del Amazonas. Estudios recientes (Motamayor *et al.* 2002) usando RFLP y microsatélites sugieren que los criollos antiguos de Mesoamérica, que muestran una variación genética mucho menor, provienen probablemente de una pequeña muestra de criollos antiguos de la cuenca del Amazonas. El caso de la papaya es similar, ya que se están estableciendo las relaciones filogenéticas (Kyndt *et al.* 2005)

pero no se ha publicado una exploración de su variación genética en Mesoamérica.

El jitomate es uno de estos casos. En un estudio experimental de jardín común Sánchez-Peña *et al.* (2006) encontraron que las poblaciones de la especie cultivada de jitomate *Solanum lycopersicum* presentan diferente resistencia a la mosquita blanca y densidad de tricomas. Del mismo modo, encontraron que la especie cultivada (S. *lycopersicum*) tiene mayor incidencia de dicha plaga que sus parientes silvestres (*S. lycopersicum* var. *cerasiforme* y *S. habrochaites*). *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* crece en campos abandonados en selva tropical caducifolia cerca de zonas costeras y en la Sierra Madre Occidental en Sinaloa. Estas poblaciones constituyen una fuente natural de genes de resistencia contra la mosquita blanca (Sánchez-Peña *et al.* 2006).

Por lo anterior, emprender estudios en estas y otras plantas poco atendidas nativas de México es de especial trascendencia ya que su cultivo a gran escala, la pérdida de parientes silvestres y la producción de transgénicos podrían amenazar su diversidad genética y con ello poner en riesgo su sustentabilidad a futuro.

15.6 Animales

15.6.1 *Taenia*

La teniasis y la cisticercosis son enfermedades causadas por los parásitos obligados del género *Taenia,* que utilizan dos hospederos mamíferos: uno herbívoro intermediario y un carnívoro definitivo. En nuestro país representan un problema de salud pública, asociado sobre todo a las prácticas tradicionales de crianza de cerdos y a la ingesta de carne contaminada, malas condiciones sanitarias e higiénicas, ignorancia y pobreza (Sarti 1997). El género cuenta con 45 especies, de las cuales tres parasitan al hombre como hospedero definitivo: *T. solium, T. saginata* y *T. asiatica*; las dos primeras se encuentran en México, y sus hospederos intermediarios son el cerdo y la vaca, respectivamente.

Se cree que el ancestro común de las tenias pudo haber surgido en África hace un millón de años, y que sus hospederos intermediarios eran antílopes y los obligados leones y hienas. Cuando la carnivoría evolucionó en los homínidos la tenia se adaptó al nuevo nicho intestinal y las vacas y los cerdos se hicieron nuevos hospederos intermediarios (Hoberg *et al.* 2001; Hoberg 2006), proceso que probablemente ocurrió en tres ocasiones separadas.

Se han realizado estudios de diferenciación genética con RAPD de ADN entre cisticercos de *T. solium* procedentes de cerdos infectados de México y Madagascar, cuyo resultado fue una distancia genética de aproximadamente $D = 0.2$ (Vega *et al.* 2003), y entre México y Tanzania de $D = 0.39$ (Maravilla *et al.* 2003). Esta diferenciación no es inesperada considerando la edad atribuida a este parásito y su asociación tardía con el cerdo. En el mismo rubro, la información actual sugiere múltiples y quizá diferentes introducciones del parásito a Latinoamérica, hace alrededor de 500 años, procedentes de África, Europa y posiblemente Asia. En México se encontró una distancia genética significativa ($D = 0.05$) entre cisticercos procedentes de México central y Yucatán (Vega *et al.* 2003). En estos mismos estudios se observó además un bajo flujo genético entre las poblaciones. Por otro lado, se han identificado secuencias de ADN que pueden ser utilizadas para facilitar la compresión de los mecanismos de transmisión (Sarti 1997).

15.6.2 Insectos

Se han realizado estudios en alrededor de 30 especies de insectos de nuestro país, pertenecientes a los órdenes Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera, Homoptera e Isoptera (cuadro 15.14). Sin embargo, esta cifra se ve empequeñecida cuando se compara con las aproximadamente 19 000 especies conocidas para el territorio mexicano. Las especies analizadas provienen de 26 estados de la República y gran parte de la investigación se ha realizado en insectos de interés económico (plagas) o de salud (vectores de enfermedades), con el objetivo principal de realizar predicciones acerca de su dispersión temporal y espacial, así como mejorar las estrategias de control.

Hemiptera

Los hemípteros examinados pertenecen al grupo de los triatominos, insectos que son transmisores de la enfermedad de Chagas (para más información véase *Trypanosoma cruzi* en este capítulo).

Muchos de los estudios se han enfocado en la taxonomía a nivel de grupos. Por ejemplo, con RAPD se diferenciaron individuos en el nivel de género en *Panstrongylus, Rhodnius* y *Triatoma* y al mismo tiempo se hallaron casos en los que no se encontró diferenciación, como entre *T. longipennis* y *T. picturata* (Breniere *et al.* 2003). Por otro lado, con estudios de reloj molecular en secuencias

Cuadro15.14 Estimadores de diversidad genética para insectos de distribución en México según el marcador molecular utilizado

Especie	Orden	Localidad	Núm. loci/haplotipos	% *P*	*Ho*	*He*	Referencia
Microsatélites							
Horismenus depressus	Hymenoptera	Atila, México	6	100	0.60	0.68	Aebi *et al.* 2004
Horismenus depressus	Hymenoptera	Temascaltepec, México	6	100	0.48	0.72	
Horismenus missouriensis	Hymenoptera	Temascaltepec, México	6	100	0.53	0.62	
Horismenus missouriensis	Hymenoptera	Malinalco, México	6	100	0.52	0.69	
Horismenus butcheri	Hymenoptera	Temascaltepec, México	6	100	0.49	0.58	
Horismenus butcheri	Hymenoptera	Malinalco, México	6	100	0.31	0.36	
Promedio *Horismenus*					**0.488**	**0.608**	
Aedes aegypti	Diptera	Guaymas, Sonora	2	100	0.155	0.172	Ravel *et al.* 2001
Aedes aegypti	Diptera	Hermosillo, Sonora	2	100	0.167	0.150	
Promedio *Aedes*					**0.161**	**0.161**	
Anopheles albimanus	Diptera	Zapata, Chiapas	4	100	0,775	0,83	Molina-Cruz *et al.* 2004
Anopheles albimanus	Diptera	Cossalapa, Chiapas	4	100	0,81	0,827	
Anopheles albimanus	Diptera	Nueva Independencia, Chiapas	4	100	0,77	0,835	
Promedio *Anopheles*					**0.785**	**0.830**	

Especie	Orden	Localidad	Núm. loci	*Ho*	*He*	Referencia
Isoenzimas						
Triatoma barberi	Hemiptera	San Felipe Tejalpa, San Bartolo de Coyotepec, Jalisco	17	0.000	0.038	Flores *et al.* 2001
Triatoma picturata	Hemiptera	San Martín de Hidalgo, Jalisco Guaymas, Sonora	17	0.016	0.124	Flores *et al.* 2001
Triatoma dimidiata	Hemiptera	San Juan Comaltepec, Oaxaca San Antonio, San Luis Potosí	17	0.000	0.187	Flores *et al.* 2001
Triatoma longipennis	Hemiptera	Compostela, Nayarit San Martín de Hidalgo, Jalisco Moyagua, Zacatecas	17	0.017	0.109	Flores *et al.* 2001

Cuadro15.14 [*continúa*]

Especie	Orden	Localidad	Núm. loci	*Ho*	*He*	Referencia
Triatoma pallidipennis	Hemiptera	Comala, Colima Cuernavaca, E. Zapata, Jantetelco, Jioteopec, Temixco, Xochitepec, Yautepec, Morelos	1	0.018	0.072	Flores *et al.* 2001
Promedio *Triatoma*				**0.0102**	**0.106**	
Acanthoscelides obtectus	Coleoptera	Aguaxitlán, Puebla Veracruz, Veracruz Tepoztlán, San Andrés de la Cal, Morelos	6	0.263	0.259	González-Rodríguez *et al.* 2000
Acanthoscelides obvelatus	Coleoptera	Jalpan, Querétaro Tepoztlán, Huitzilac, San Andrés de la Cal, Morelos	6	0.076	0.084	González-Rodríguez *et al.* 2000
Promedio *Acanthoscelides*				**0.169**	**0.171**	
Drosophila pachea	Diptera	Guaymas, Sonora	7	0.174 ± 0.075	0.179 ± 0.075	Pfeiler y Markow 2001
Drosophila mettleri	Diptera	Guaymas, Sonora	7	0.125 ± 0.069	0.112 ± 0.05	Pfeiler y Markow 2001
Drosophila nigrospiracula	Diptera	Guaymas, Sonora	7	0.142 ± 0.083	0.160 ± 0.086	Pfeiler y Markow 2001
Promedio *Drosophila*				**0.147**	**0.150**	
Brevicoryne brassicae	Homoptera	Mitzitón, Balún, Chamula, Teopisca, Chiapas	11	0.352	0.444	Ruiz-Montoya *et al.* 2003
Enantia albania	Lepidoptera	La Conchita, Xilitlilla, San Luis Potosí Pilcuatla, Tlaxcalantongo, Ahuaxentitla Xico, Fortín, Teocelo, Sochiapa, Veracruz Cuetzalan, Puebla	9	0.128 (0.023)	0.156 (0.20)	Castañeda-Sortibrán 1996
Enantia jethys	Lepidoptera	Xico, Fortín, Teocelo, Sochiapa, Veracruz	9	0.107 (0.015)	0.150 (0.006)	Castañeda-Sortibrán 1996
Enantia mazai mazai	Lepidoptera	Cuarenteño, Nayarit Los Mazos, Jalisco	9	0.138 (0.020)	0.175 (0.030)	Castañeda-Sortibrán 1996
Enantia mazai diazi	Lepidoptera	Zumpimito, Michoacán Nueva Delhi, Guerrero	9	0.322 (0.045)	0.358 (0.030)	Castañeda-Sortibrán 1996
Promedio *Enantia*				**0.173**	**0.209**	

Cuadro15.14 [*concluye*]

Especie	Orden	Localidad	*h*	Número promedio de diferencias	π	Referencia
		ADNmt				
Anthonomus grandis	Coleoptera	Tampico, Tamaulipas	0.81 ± 0.04		0.026	Kim y Sappington 2004
Apis mellifera	Hymenoptera	Península de Yucatán	0.331			Clarke *et al.* 2001
Danaus plexippus	Lepidoptera	Sierra Chincua, Michoacán	0.133		0.00016	Brower y Boyce 1991
Drosophila pachea	Diptera	Agiabampo, Navojoa Rancho Costa Rica, Catavila, BC Desierto del Vizcaíno, Vírgenes, Ciudad Constitución, Punta Conejo, Ensenada de los Muertos, BCS Guaymas, Sonora Chapala, BC Bahía Concepción, El Cien, Punta Conejo, BCS	0.96	4.77 ± 2.34	0.007 ± 0.004	Hurtado *et al.* 2004
Drosophila mettleri	Diptera	Guaymas, Sonora Desierto del Vizcaíno, Bahía Concepción, Nopolo, Puente Tevalle, BCS	0.72	1.37 ± 0.85	0.002 ± 0.001	Hurtado *et al.* 2004
Drosophila nigrospiracula	Diptera	Cuernavaca, Morelos	0.18	0.19 ± 0.24	0.0002 ± 0.000	Hurtado *et al.* 2004
Drosophila pseudoobscura	Diptera	Pachuca, Hidalgo Agiabampo, Navojoa, Guaymas, Sonora Rancho Costa Rica, Catavila, BC			0.0036	Austin *et al.* 2005
Anopheles albimanus	Diptera	Chiapas				De Mérida *et al.* 1999

h = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica; *Ho* = heterocigosidad observada; *He* = heterocigosidad esperada; % *P* = porcentaje de loci polimórficos.

de ADN se ha estimado que la tasa de sustitución para la tribu Triatomini es de 41.4 a 99.4% de sustituciones por 100 millones de años, dato que ha servido para calcular los tiempos de divergencia entre diferentes especies (Bargues *et al.* 2000).

En cuanto a la variación genética, *T. mazzottii, T. pallidipennis* y *T. picturata* fueron analizadas con ADNmt. El porcentaje encontrado de sitios polimórficos fue de 32.7 para los genes 12S; 32.2 para los 16S y 44.08% para el citocromo oxidasa I (García *et al.* 2001; Hypsa *et al.* 2002; Sainz *et al.* 2004). Con secuencias del citocromo b se analizaron las especies *T. barberi, T. bassolsae, T. lecticularia, T. longipennis, T. mazzottii, T. mexicana, T. pallidipennis, T. phyllosoma, T. picturata* y *T. rubida* (Martínez-Sánchez *et al.* 2007).

Para las especies *Triatoma barberi, T. dimidiata, T. longipennis, T. pallidipennis* y *T. picturata* los niveles de heterocigosidad con isoenzimas fueron bajos (Ho = 0.0102 y He = 0.106) pero dentro de los triatominos, fueron las especies más polimórficas, con valores entre 53 y 36% (Flores *et al.* 2001). Por otro lado, los datos de estructura genética validaron la idea propuesta con base en la morfología de que *T. longipennis, T. pallidipennis* y *T. picturata* representan un complejo de especies (Flores *et al.* 2001). En *T. dimidiata* se han realizado análisis en las poblaciones de Campeche, Oaxaca, San Luis Potosí, Veracruz y Yucatán, en comparación con las poblaciones de Honduras y Nicaragua. Se identificaron nueve haplotipos diferentes y la mayor variación se localizó entre Campeche y Oaxaca, y Veracruz y San Luis Potosí (Marcilla *et al.* 2001).

Coleoptera

Los coleópteros son el orden con mayor cantidad de estudios. Dos especies del género *Acanthoscelides* (*A. obtectus* y *A. obvelatus*) son plagas del frijol; una, *Anthonomus grandis* es plaga del algodón; *Moneilema appressum* es el escarabajo del cactus; *Stator limbatus* y *S. beali* son dos especies fitopatógenas, la primera generalista y la segunda especializada; finalmente, del género *Dendroctonus* se tienen estudios en tres especies (*D. mexicanus, D. adjunctus, D. pseudostugae*) que forman parte de los escarabajos barrenadores que más impacto ecológico y económico tienen sobre los bosques de coníferas.

La heterocigosidad promedio esperada, con isoenzimas, fue significativamente mayor en *A. obtectus* (He = 0.259) respecto de *A. obvelatus* (He = 0.084), lo que parece estar influenciado por sus distintas características de historia de vida y distribución geográfica (González-Rodríguez *et al.* 2000). Un análisis filogeográfico mostró que el origen de *A. obtectus* es más sureño que Mesoamérica, y que su dispersión a Europa ocurrió hace aproximadamente 500 años (Álvarez *et al.* 2005); por otro lado, se encontró una fuerte estructura genética entre poblaciones del este y el oeste de Norteamérica (Kim y Sappington 2004). La plaga del algodón, *A. grandis* se estudió con ADNmt en 18 poblaciones del sureste de Estados Unidos y una de México (Tampico, Tamaulipas); los resultados indican que el número de haplotipos y la diversidad nucleotídica es mayor en las poblaciones sureñas; además se encontró una pronunciada diferenciación genética entre las poblaciones del este y el oeste y se sugirió un evento de expansión del área de distribución de *A. grandis* desde México hacia Estados Unidos. En *M. appressum* se hicieron investigaciones filogeográficas que demostraron que el intervalo de fragmentación de la especie es considerablemente más antiguo que el final de la más reciente glaciación, y coincide con un mayor número de eventos interglaciales cálidos más viejos (Smith y Farell 2005). Además, se encontró que *S. beali* derivó de *S. limbatus*, y se dilucidaron los orígenes geográficos de los procesos relacionados con la especialización y el aislamiento reproductivo (Morse y Farrell 2005).

Dendroctonus adjunctus parasita 20 especies de pinos y se distribuye desde el suroeste de Estados Unidos hasta Guatemala; *D. mexicanus* parasita 21 especies de pinos de México. Ambas especies se encuentran en todos los sistemas montañosos del país. Los estudios con isoenzimas muestran que *D. mexicanus* y *D. adjunctus* tienen un polimorfismo y heterocigosidad altos ($55 \leq P \leq 77.7\%$; $0.304 \leq He \leq 0.334$ y $55 \leq P \leq 69\%$; $0.272 \leq He \leq 0.320$, respectivamente) con respecto a otros escolítidos (Zúñiga *et al.* 2006a, b). La diversidad nucleotídica y haplotípica en ADNmt de *D. mexicanus* también son altas respecto a otras especies (π = 0.018 y h = 0.818), y 84.7% de la variación genética total es exclusiva de las poblaciones (M. Anducho-Reyes, datos no publicados). Para esta especie se distinguieron tres linajes haplotípicos: el de la Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental; el del Cofre de Perote, y finalmente el de la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Juárez en Oaxaca. Por otro lado, en las poblaciones de *D. mexicanus* de la Faja Volcánica Transmexicana hay muchos loci fuera del equilibrio y ausencia de alelos fijos, además las poblaciones se encuentran ligeramente diferenciadas a pesar del flujo genético (F_{ST} = 0.100, F_{IT} = 0.314, F_{IS} = 0.236), lo que indica aislamiento por distan-

cia y dispersión reciente (Zúñiga *et al.* 2006a). En *D. adjunctus* se encontraron resultados similares: las poblaciones están fuera del equilibrio Hardy-Weinberg a pesar de que el flujo génico entre ellas es alto (Nm = 18.5). Los F_{IT} (0.078 ± 0.01) y F_{IS} (0.071 ± 0.01) muestran desviaciones estadísticamente significativas; sin embargo, el F_{ST} (0.007 ± 0.002) y la distancia genética promedio (D = 0.011 ± 0.004) indican que no existe diferenciación y que la especie describe un modelo de panmixia en la zona, todo lo cual obedece a un efecto Wahlund (Zúñiga *et al.* 2006b).

La otra especie de escarabajo barrenador, *D. pseudotsugae,* es un parásito especialista de *Pseudotsuga menziesii*, y se distribuye desde el suroeste de Canadá, por la costa oeste de Estados Unidos hasta Chihuahua, Durango y Coahuila en México. De este coleóptero se han estudiado las poblaciones de México y Canadá-Estados Unidos con el propósito de validar la división en dos subespecies: *D. pseudotsugae barragan* para México y *D. pseudotsugae pseudotsugae* en los otros dos países. La distancia genética promedio con RAPD entre el conjunto de poblaciones de Canadá-Estados Unidos y las de México (D = 0.17) fue similar a la que se presenta entre subespecies (D = 0.23) y el análisis molecular de varianza indica que un alto porcentaje de la variación total es exclusiva de los conjuntos de poblaciones (96.32% y 99%); esto sugiere que las poblaciones describen un modelo de aislamiento por distancia en sentido norte-sur, lo que indica que efectivamente existe una débil pero consistente diferenciación entre las subespecies (Ruiz-Durán 2006).

Lepidoptera

Se han estudiado tres especies de lepidópteros con isoenzimas (Castañeda-Sortibrán, 1996): *Enantia albania*, *E. jethys* y *E. mazai* (incluyendo las subespecies *E. mazai mazai* y *E. mazai diazi*) y con ADNmt *Danaus plexippus*, la mariposa monarca (Brower y Boyce 1991). Los niveles de heterocigosidad hallados en *Enantia* son similares a las de otros insectos. Las poblaciones de *E. albania* y *E. jethys* presentaron niveles relativamente altos de flujo génico (F_{ST} = 0.096 y F_{ST} = 0.044, respectivamente), mientras que las poblaciones de *E. mazai* presentaron una mayor estructura genética (F_{ST} = 0.232) y un alto flujo génico entre pares de poblaciones (promedio Nm = 8.34) que está inversamente relacionado con la distancia geográfica, lo cual corresponde con un modelo de aislamiento por distancia. Los resultados, además, apoyan la división en subespecies de *E. mazai*. Por otro lado, para la mariposa monarca se encontraron niveles bajos de diversidad nucleotídica y haplotípica (Brower y Boyce 1991).

Hymenoptera

Los himenópteros analizados por Aebi *et al.* (2004) pertenecen al género *Horusmenus* y son parasitoides de escarabajos que a su vez son plagas del frijol. Los niveles de heterocigosidad encontrados con microsatélites son relativamente altos (Ho = 0.488 y He = 0.608).

El otro himenóptero del que se tiene información es *Apis mellifera*, la abeja europea, que se ha estudiado con RFLP en África, Europa y Norteamérica (México incluido) para evaluar su proceso de "africanización". Los resultados sugieren que las etapas de africanización no implicaron un reemplazo rápido de biotipos europeos con africanos, por lo que los estudios anteriores pudieron sobreestimar el predominio africano (Clarke *et al.* 2001).

Diptera

En cuanto a dípteros, se han estudiado tres especies de *Drosophila* (*D. nigrospiracula*, *D. pachea* y *D. mettleri* y dos vectores de enfermedades: *Anopheles albimanus*, que es transmisor de la malaria, y *Aedes aegypti*, vector del dengue.

Los estudios con isoenzimas (Pfeiler y Markow 2001) en *Drosophila* no mostraron evidencia de estructura genética entre sus poblaciones, y sus niveles de heterocigosidad promedio son similares a los esperados en otras especies de dípteros. Con ADNmt (Hurtado *et al.* 2004) se determinó que el Mar de Cortés probablemente ha constituido una barrera efectiva para la dispersión de *D. pachea*, conduciendo a una diferenciación genética significativa entre la distribución peninsular y continental de dicha especie. Por otra parte, en *D. mettleri* y *D. nigrospiracula* se demostró que no hay diferenciación genética entre las poblaciones de las áreas continentales y peninsulares, aunque en *D. mettleri* la población de Santa Catalina sí se encuentra genéticamente diferenciada.

Los estudios con microsatélites en *Anopheles albimanus* (Molina-Cruz *et al.* 2004) muestran que existe una barrera para el flujo genético entre Centro y Sudamérica, y que las poblaciones continentales parecen haber tenido su origen en el Caribe, donde están los haplotipos más ancestrales y hay una mayor diversidad. Sin embargo, las poblaciones mexicanas (Chiapas) también son altamente

diversas. En esta misma especie se encontró una barrera para el flujo genético entre Centro y Sudamérica (Molina-Cruz *et al.* 2004) y se encontró también que las poblaciones costeras del Atlántico y del Pacífico separadas por 200 o menos kilómetros son panmícticas (De Mérida *et al.* 1999). La otra especie vector, *A. aegypti*, fue estudiada con microsatélites en Sonora (Ravel *et al.* 2001), con objeto de conocer su desplazamiento temporal y se determinó que las poblaciones de Guaymas están invadiendo nuevamente Hermosillo.

Isoptera

El único isóptero que se ha estudiado, con ARNmt, es *Reticulitermes flavipes*, la termita común. El estudio abarca además de México otras zonas de Norteamérica, pero no se encontró ninguna estructura genética en sus poblaciones, aunque sí hubo tanto haplotipos ampliamente distribuidos como otros restringidos a pocas poblaciones (Austin *et al.* 2005).

Homoptera

El áfido *Brevicoryne brassicae* es el único homóptero mexicano del cual se tienen estudios. Está asociado a *Brassica campestris* y *B. oleraceae* var. *capitata*, dos especies de plantas de la familia de la coliflor que existen simpátricamente en los Altos de Chiapas. Los niveles de heterocigosidad fueron altos (Ho = 0.352 y He = 0.444), la diferenciación total fue significativamente alta (F_{ST} = 0.22) y entre localidades (F_{ST} = 0.13) fue mayor que entre los hospederos (F_{ST} = 0.03). Dado que las condiciones ambientales son similares entre los sitios evaluados es posible que la selección en cada especie de planta hospedera cause la divergencia observada entre las subpoblaciones de *B. brassicae* (Ruiz-Montoya *et al.* 2003). [Véase recuadro 15.1 en la adenda, pág. 494-1.]

15.6.3 Tortugas marinas

Uno de los hechos por los que la biodiversidad de México es especialmente importante en el ámbito mundial es porque nuestro territorio es parte de la zona de reproducción de muchas especies. Tal es el caso de las tortugas marinas: en las costas del Atlántico y del Pacífico mexicanos se encuentran colonias reproductoras de seis de las siete especies de tortugas marinas de todo el mundo: *Dermochelys coriacea*, *Lepidochelys olivacea*, *L. kempii*, *Chelonia mydas*, *Caretta caretta* y *Eretmochelys imbricata*. Todas estas especies se encuentran registradas en peligro de extinción en el Apéndice I de CITES y en la NOM-059-SEMARNAT-2001 de México (CITES 2000; Semarnat 2002), pues en las últimas décadas su tamaño poblacional ha decaído de manera drástica por motivos directamente antropogénicos. Los resultados de los análisis de diversidad genética, los marcadores y la localización de las poblaciones de tortugas que se han estudiado en México se encuentran en el cuadro 15.15.

Hay una controversia taxonómica entre *C. mydas* (Golfo de México y Caribe) y *C. agassizii* (Pacífico). Los datos morfológicos apoyan separarlas como taxones diferentes, pero los moleculares (Dutton *et al.* 1996; Karl y Bowen 1999; Chassin-Noria 2002) no reconocen tal distinción. Esto ha generado discrepancias entre CITES y la NOM-059-SEMARNAT-2001 (Semarnat 2002), ya que la norma mexicana sí considera válido proteger a *C. agassizii* como una especie, mientras que la internacional no.

A escala mundial el nivel de diferenciación genética entre poblaciones que anidan separadas por grandes distancias (más de 1 500 km) comprueba la teoría de que las tortugas se reproducen en las playas en que fueron incubadas como huevo. Con este mismo parámetro, en poblaciones de *Chelonia* que se reproducen en playas separadas por menos de 50 km, no se encontró subdivisión entre las colonias, lo que sugiere que la teoría no opera en escalas finas. Sin embargo, *L. olivacea* presenta una somera diferenciación genética entre las poblaciones de Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca, lo que sugeriría estrategias de conservación que consideren dos unidades evolutivas (López-Castro y Rocha-Olivares 2005). El contraste entre estas especies puede ser reflejo de un flujo genético histórico o eventos recientes de colonización. Lo anterior indica que las estrategias de conservación deben basarse en análisis específicos de cada caso, ya que no pueden extrapolarse directamente los resultados de grandes distancias.

En 1965 alrededor de 25 000 hembras de *Chelonia* anidaron en las playas de Michoacán, y en los años noventa este valor había decaído a apenas 1 400 tortugas. Tal cuello de botella no resulta tan desesperanzador cuando se compara con el tamaño histórico de la población estimado, Ne, que varía de 1 860 a 2 260 individuos, lo que muestra que gracias al periodo generacional de estos reptiles (40 años) no ha transcurrido el tiempo suficiente para que la endogamia y la deriva comprometan el futuro de estas poblaciones. Así, si los esfuerzos de conservación dan resultado, las tortugas podrían recuperarse de su actual exposición a tamaños reducidos.

Cuadro15.15 Estimadores de la diversidad genética en tortugas marinas

Especie	Localidades	*n* (*k*)	Marcador	*h*	π	*A*	*He*	Referencia
D. coriacea	Mexiquillo, Michoacán	18 (18)	ADNmt región control secuencias	0.71 ± 0.07	0.0017	—	—	Dutton *et al.* 1999
L. kempii	Rancho Nuevo, Tamaulipas	9 (4)	ADNmt región control secuencias	0.69	0.0033	—	—	Bowen *et al.* 1998
C. mydas	Michoacán, México	7 (1)	ADNmt RFLP	0.0	0.0	—	—	Bowen *et al.* 1992
C. mydas	Michoacán, México	123 (5)	ADNmt región control secuencias	0.48 ± 0.04	0.0036	—	—	Chassin-Noria *et al.* 2004
C. mydas	Quintana Roo	20 (7)	ADNmt región control secuencias	0.82 ± 0.06	0.0057	—	—	Encalada *et al.* 1996
E. imbricata	Yucatán	15 (2)	ADNmt región control secuencias	0.23	0.0003	—	—	Bass *et al.* 1996
L. kempii	Rancho Nuevo, Tamaulipas	26	microsatélites (3 loci)	—	—	7-18	0.74	Kichler *et al.* 1999
L. olivacea	Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero, Oaxaca	137	ADNmt región control secuencias	31	0.06-0.30	2-11	0.16-0.61	López-Castro y Rocha-Olivares 2005
C. mydas	Michoacán, México	123	microsatélites (3 loci)	—	—	33-53	0.895	Chassin-Noria *et al.* 2004

n = número de muestras; *k* = número de haplotipos; *h* = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica; *A* = número de alelos; *He* = heterocigosidad esperada.

15.6.4 Peces y crustáceos de importancia comercial

Los principales productos pesqueros de México, tanto por su volumen de captura como por su valor económico, son los atunes, las sardinas y los camarones. Los estudios de diversidad genética en estas y otras especies de importancia comercial son útiles para identificar las unidades de pesca (subpoblaciones) en la administración de las pesquerías. Los valores de diversidad genética y demás información pertinente se encuentran en el cuadro 15.16.

De acuerdo con el volumen de captura, el atún aleta amarilla es la primera pesquería de México. Para poblaciones pescadas en aguas mexicanas se encontró con RFLP una diversidad media haplotípica de $h = 0.86$ y nucleotídica de $\pi = 0.009$ (Scoles y Graves, 1993), y mediante secuencias de la región control del ADNmt se estimaron en $h = 0.999$ y $\pi = 0.033$, respectivamente (Ely *et al.* 2005). Estimaciones similares de heterocigosidad media basadas en un muestreo más amplio fueron ubicadas entre $H = 0.052$ utilizando isoenzimas y $H = 0.43$ con RAPD (Díaz-Jaimes y Uribe-Alcocer 2003), mientras que mediante microsatélites se ubicó en $H = 0.59$ (Appleyard *et al.* 2001) y en un análisis utilizando un grupo distinto de microsatélites fueron bastante cercanas (He = 0.52 a He = 0.60; Díaz-Jaimes y Uribe-Alcocer 2006). Los estudios de diferenciación poblacional no han mostrado la presencia de poblaciones distintas en el Pacífico mexicano, aunque en el nivel global se sabe de la divergencia entre las poblaciones al norte y sur del Ecuador.

La estructura genética de varias especies del Pacífico mexicano es congruente con la capacidad de dispersión, con la presencia de patrones filopátricos, como en el tiburón martillo (*Sphyrna lewinii*), o con las características oceanográficas; por ejemplo, en el Pacífico oriental se origina una convergencia de la corriente de California proveniente del norte con la del Perú, que viene del hemisferio sur, formando la contracorriente ecuatorial caracterizada por condiciones de marcada heterogeneidad oceanográfica que constituye una posible barrera para la dispersión larvaria de algunas especies a lo largo del litoral del Pacífico mexicano. Por otro lado, la carencia de sistemas lagunares importantes en Michoacán, Jalisco, Colima y parte de Nayarit propicia la discontinuidad en las poblaciones de especies que necesitan dichos cuerpos

Cuadro15.16 Estimaciones de diversidad genética en diferentes especies de peces y crustáceos (camarones) de importancia comercial en el Pacífico mexicano y en el Golfo de México

Especie	Nombre común	Océano	*MM*	*N*	*Ho*	*h*	π	Referencia
Camarones								
Litopenaeus setiferus	Camarón blanco	GM	D	456	0.68	—	—	Ball y Chapman 2003
Farfantepenaeus californiensis	Camarón café	PM	A	150	0.092	—	—	Díaz-Jaimes *et al.* 2006
Litopenaeus stylirostris	Camarón azul	CG	A	31	0.084	—	—	De la Rosa-Vélez *et al.* 2000
Peces teleósteos								
Thunnus albacares	Atún aleta amarilla	PM PM PM PM PM	C A B E D	— 327 327 115 73	— 0.052 0.43 — 0.59	0.86 — — 0.999 —	0.009 — — 0.033 —	Scoles y Graves 1993 Díaz-Jaimes y Uribe-Alcocer 2003 Díaz-Jaimes y Uribe-Alcocer 2006 Ely *et al.* 2005 Appleyard *et al.* 2001
Centropomus viridis	Róbalo	PM	A	65	0.183	—	—	Sandoval-Castellanos *et al.* 2005
Centropomus medius	Róbalo	PM	A	45	0.191	—	—	Sandoval-Castellanos *et al.* 2005
Centropomus robalito	Róbalo	PM	A	82	0.216	—	—	Sandoval-Castellanos *et al.* 2005
Engraulis mordax	Anchoveta	PM	A E-Citb	30 196	0.063 —	— 0.855	— 0.005	Grant y Bowen, 1998 Lecomte *et al.* 2005
Katsuwonus pelamis	Barrilete	PM	E-RC	32	—	0.998	0.033	Ely *et al.* 2005
Lutjanus campechanus	Pargo	GM	D	192	0.534	—	—	Heist y Gold 2000
Makaira nigricans	Marlin azul	PM	A C D F	99 159 768 422	0.028 — 0.935 0.268	— 0.759 — —	— 0.016 — —	Buonaccorsi *et al.* 2001
Sardinops sagax	Sardina del Pacífico	PM	A E-RC E-Citb	30 15 107	0.036 — —	— 1 0.826	— 0.03 0.003	Grant y Leslie 1996 Bowen y Grant 1997 Lecomte *et al.* 2005
Scomberomorus cavalla	Sierra, carito	GM	C D	390 476		0.684	0.0048	Gold *et al.* 1997 Broughton *et al.* 2002
Scomberomorus maculatus	Sierra del Golfo	GM	C F	74 305	— 0.242	0.812 —	0.026 —	Buonaccorsi *et al.* 2001
Xiphias gladius	Pez espada	PM	C	34	—	0.92	—	Chow *et al.* 1997
Tiburones								
Carchahrinus plumbeus	Tiburón trozo	GM	A C	400 95	0.005 —	— 0.22	— 0.0005	Heist *et al.* 1995
Carchahrinus limbatus	Puntas negras	GM	D E-RC	418 312	0.5 —	— 0.805	— 0.0021	Keeney *et al.* 2005
Carcharinus falciformes	Tiburón sedoso	PM	B G-Citb	130 145	0.424 —	— 0.331	— 0.017	Castillo-Olguín 2005
Sphyrna lewinii	Tiburón martillo	PM	B G-Citb	88 92	0.386 —	— 0.38	— 0.022	Castillo Olguín 2005

PM = Pacífico mexicano; GM = Golfo de México; *MM* = marcador molecular; Citb = citocromo b ADNmt; RC = región control ADNmt; A = aloenzimas; B = RAPDs; C = RFLPs-ADNmt; D = microsatélites; E = secuencias; F = RFLPs-ADNnuclear; G = SSCPs; *Ho* = heterocigosidad observada media; *h* = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica.

de agua para completar su ciclo de vida, como el camarón *Farfantepenaeus californiensis* y los róbalos *Centropomus viridis*, *C. medius* y *C. robalito*. De estas especies solo las poblaciones de *C. robalito* no difieren de manera significativa, probablemente porque su mayor densidad permite el flujo larvario a mar abierto. Esta información resalta lo mucho que los estuarios y lagunas costeras pueden significar como recurso para nuestro país, y de ahí la importancia de protegerlos.

15.6.5 Pinnípedos

Los pinnípedos son el grupo de mamíferos marinos que incluye a las morsas, focas y lobos marinos. En México actualmente existen cuatro especies, todas en el Pacífico, y en alguna categoría de la NOM-059-SEMARNAT-2001: el lobo marino de California (*Zalophus californianus*) sujeto a protección especial; el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*) en peligro de extinción; la foca elefante o elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*) amenazado, y la foca común o de puerto (*Phoca vitulina richardsi*) sujeta a protección especial

La situación de los pinnípedos mexicanos es tan grave (debido a una histórica sobreexplotación) que en los últimos 200 años llevó a muchos al borde de la extinción. La caza del lobo marino de California redujo la población de México y del sur de California a tan solo 1 500 animales en la década de los veinte; para 2000 la población en la costa occidental de la Península de Baja California se estimó en 31 000 individuos. El lobo fino de Guadalupe fue prácticamente exterminado entre finales del siglo XVIII y principios del XIX: para 1920 se conocían solo siete individuos; su población actual se limita prácticamente a la Isla Guadalupe, donde en 1993 habitaban 7 408 lobos finos. El elefante marino se declaró extinto tres veces entre 1800 y 1892; la población remanente de aquel entonces, estimada entre 10 y 44 individuos, permaneció en la Isla Guadalupe; en los noventa se calculó una población mundial de 127 000, de los cuales 15 000 estaban en la mencionada isla, y más recientemente se añadieron dos poblaciones, 12 000 en las Islas San Benito y 1 500 en la Isla Cedros. La foca común del Pacífico es una especie poco abundante en nuestro país, no así en el resto de Norteamérica; fue bastante cazada a principios del siglo XX, pero a diferencia de lo que ocurre con el resto de los pinnípedos no se reconoce un cuello de botella.

El estudio de la genética de poblaciones de estos mamíferos marinos es especialmente importante para su conservación, ya que revela en qué aspecto pueden ser más vulnerables y qué localidades, generalmente islas, deben priorizarse para su conservación. Los valores encontrados y los marcadores se muestran en el cuadro 15.17.

La variación genética del lobo marino de California es relativamente alta comparada con la de otros pinnípedos, y no es concluyente que haya ocurrido un cuello de botella. La distribución de la variación en el Golfo de California concuerda con el grado de explotación que hubo en cada zona: menor variación en las loberas del sur, donde la caza fue mayor. El análisis de la estructura genética de este lobo marino reveló cuatro poblaciones diferentes para México. Aunque esta especie demográficamente se considera recuperada y su variación genética es buena, es aún vulnerable ya que se encuentra subdividido del modo mencionado (Maldonado *et al.* 1995)

El lobo fino de Guadalupe permanece en peligro de extinción ya que el tamaño de su población no se ha recuperado. Tiene una variación genética moderada, pero el efecto de cuello de botella es claro, ya que solo uno de los haplotipos actuales coincide con uno de los 25 obtenidos de restos óseos previos al declive (Weber *et al.* 2004).

A pesar del éxito del elefante marino para recolonizar su distribución anterior a la sobreexplotación, su diversidad genética es muy reducida en todos los marcadores que se han utilizado (isoenzimas, ADNmt, microsatélites, entre otros). Aparentemente los animales actuales representan una porción reducida de la poza génica original, lo cual constituye una vulnerabilidad (Abadía 2006).

La foca común no se ha estudiado específicamente en México, pero fuera de nuestro país se sabe que tiene una de las variaciones genéticas más altas para mamíferos marinos. Sin embargo, este pinnípedo es vulnerable en nuestro territorio porque es poco abundante.

15.6.6 Manatíes

La especie de manatí de México es *Trichechus manatus* y está registrada en el Apéndice I de CITES y en la NOM-059-SEMARNAT-2001 como en peligro de extinción. Se distribuye en la costa nororiental de América del Sur en las Antillas y en la costa americana en el Caribe, Florida y el Golfo de México. Las otras dos especies del género son *T. senegalensis* (África) y *T. inunguis* (Amazonas) y también se encuentran incluidas en CITES.

Una parte importante de los estudios moleculares en manatíes se ha dedicado a la filogenia. Se determinó que el origen de *T. senegalensis* y *T. inunguis* fue a partir de *T. manatus* hace aproximadamente 6 Ma (Medrano-González *et al.* 2001a; Medrano-González 2006). Los tiem-

Cuadro15.17 Variación genética de las especies de pinnípedos de México

Especie	Marcador	Loci	N	k/g	h	π	F_{ST}	Φ_{ST}	Referencia
(1) *Z. californianus*	ADNmt	Región control	40 (360 pb) Total	11	*	0.004 – 0.017	—		Maldonado *et al.* 1995
(2) *Z. californianus*	ADNmt	Región control	11 (360 pb) BA y PB	7	*	*	—		Maldonado *et al.* 1995
Z. californianus	ADNmt	Región control	170 (383 pb)	33	0.750 − 0.952	0.006 − 0.015	0.1095	0.1387	Schramm 2002
(1) *Z. californianus*	MHC	Clase II (Zaca-DRB)	227 (8 seq) Total	40	—	—	—		Bowen *et al.* 2006
(2) *Z. californianus*	MHC	clase II (Zaca-DRB)	98 (8 seq) 6 loberas RGI	29	—	—	—		Bowen *et al.* 2006
A. townsendi	ADNn	Huella digital multilocus	29	56	—	—	—		Bernardi *et al.* 1998
A. townsendi	ADNmt	Región control	25 (320 pb)	7	*	*	—		Bernardi *et al.* 1998
A. townsendi	ADNmt	Región control	26 (181 pb)[a]	25	0.997 ± 0.012	0.055 ± 0.004	—		Weber *et al.* 2004
M. angustirostris	ADNmt	Región control	148 (407 pb)	2	0.378 ± 0.036	0.004 ± 0.002	—		Abadía 2006

Loci = número o tipo de loci; N = número de organismos utilizados en el estudio y entre paréntesis el número de pares de bases (pb) secuenciadas, secuencias utilizadas (seq) o sistemas enzimáticos (se) probados; k/g = número de haplotipos o genotipos en la muestra; h = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica para datos mitocondriales; F_{ST} y Φ_{ST} = diferenciación genética. Cuando el estudio incluye datos de poblaciones fuera de México, se presenta un renglón con los valores totales (1), seguido de otro renglón (2) con valores exclusivos para México.

BA: Bahía de los Ángeles.

PB: Punta Banda.

RGI: Región de las Grandes Islas.

* No se publicó el dato.

[a] Muestras de hueso previas al cuello de botella, procedentes de Punta Magu e Isla San Nicolás, California, EUA.

pos de coalescencia mostraron crecimientos poblacionales que coinciden uno con las fechas posteriores a la glaciación illinoiana (310 000 a 128 000 o 250 000 años) y otro con los orígenes de *T. inunguis* y *T. senegalensis*.

La diversidad genética de *T. manatus* se ha estudiado a lo largo de toda su distribución, incluyendo varias poblaciones de México. La información pertinente se encuentra en el cuadro 15.18. Se identificaron 25 haplotipos, cinco posiblemente se deben a hibridaciones con *T. inunguis*, y de estos últimos tres se encuentran en México.

La estructura genética de *T. manatus* sugiere que, aunque entre casi todas las regiones aledañas ha habido flujo génico reciente, las poblaciones se han diferenciado desde hace más tiempo que otros mamíferos marinos. La fragmentación parece dividirse en un grupo de América del Sur, otro de Centroamérica, un tercero en el Golfo de México y el más reciente en las Antillas y Florida. Los manatíes en el Caribe Occidental, o sea las costas de Quintana Roo y Belice, presentan la mayor diversidad genética regional de la especie, ya que se mezclan las poblaciones de Centroamérica, el Golfo de México y las Antillas y Florida. En el Golfo de México únicamente se registró el haplotipo J, mientras que en Quintana Roo y Yucatán se tienen además haplotipos de las Antillas y Florida. La diferenciación genética entre las dos poblaciones mexicanas es considerable, lo que posiblemente se deba a la presencia de barreras geográficas hidrológicas naturales.

Toda esta información debe considerarse para organizar una mejor estrategia nacional para la conservación de la especie.

15.6.7 Cetáceos

En México se han realizado estudios en cuatro especies de cetáceos. La ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*), la ballena gris (*Eschrictius robustus*), el delfín (*Tursiops truncatus*) y la vaquita marina (*Phocoena sinus*). Todas se encuentran en la NOM-059-SEMARNAT-2001, las tres primeras sujetas a protección especial y la vaquita en peligro de extinción.

Además de los estudios típicos de genética de poblaciones, en la mayoría de estos cetáceos se han evaluado los genes del complejo de histocompatibilidad *Mhc*, que codifican las proteínas necesarias para que las células T puedan iniciar la respuesta inmune (Doherty y Zinkernagel 1975). El grado de polimorfismo de estos genes es crítico para dicha respuesta, de modo que la variabilidad del complejo se considera importante para la supervivencia de especies amenazadas. Tal información es relevante para obtener una idea del potencial de conservación de cada población, ya que estos genes influyen en la supervivencia (Crandall *et al.* 2000).

Tanto la ballena jorobada como la gris sufrieron una intensa sobreexplotación que casi las condujo a la extinción. Desde 1966 están protegidas por la Comisión Ballenera Internacional. La investigación de genética de poblaciones en dichas especies es bastante amplia; el cuadro 15.19 resume los principales resultados de *M. novaeangliae* (ballena jorobada). Esta especie se distribuye en todo el mundo y tiene un ciclo migratorio regular: se alimenta en altas latitudes durante el verano y se reproduce en aguas someras tropicales y subtropicales durante el invierno. Se reconocen tres poblaciones: Atlántico Norte,

Cuadro15.18 Diversidad genética de los manatíes de México y otras regiones estimada con secuencias de la región control de ADNmt

Región	*n*	*k*	*h*	*P*	π
Florida	28	1	0.000	0	0.0000
Golfo de México (Ver., Tab., Chis.)	13	1	0.000	0	0.0000
Caribe occidental (Q. Roo)	18	3	0.850	25	0.0441
Antillas	68	3	0.542	2	0.0014
Venezuela	4	3	0.833	3	0.0037
Colombia	33	8	0.780	31	0.0312
Guyana y Guyana Francesa	7	6	0.857	5	0.0054
Brasil	30	2	0.067	1	0.0002

n = tamaño de muestra; *k* = número de haplotipos; *h* = diversidad haplotípica; *P* = número de sitios polimórficos; π = diversidad nucleotídica.

Datos de García-Rodríguez *et al.* 1998; Medrano-González *et al.* 2001a y Vianna *et al.* 2006.

Cuadro15.19 Diversidad genética de las ballenas jorobadas de diferentes regiones y etapas invernales en el Pacífico mexicano muestreadas entre 1990 y 1996

	n	k	π	h	h_{ac}	a_{ms}	A_{ms}
Los Cabos 1	19	4	0.0037	0.667	0.345	23	14.6
Los Cabos 2	58	5	0.0090	0.766	0.459	45	21.6
Los Cabos 3	71	5	0.0089	0.738	0.470	58	25.5
Bahía Banderas 1	44	5	0.0117	0.707	0.463	38	18.6
Bahía Banderas 2	42	5	0.0079	0.663	0.409	39	20.8
Isla Socorro 2	49	4	0.0084	0.713	0.401	42	20.7
Isla Socorro 3	37	4	0.0079	0.637	0.451	43	23.0

Etapa 1: hasta el 28 de enero en Baja California y 21 de enero en las otras regiones. Etapa 2: después de la etapa 1 hasta el 4 de marzo. Etapa 3: posterior al 4 de marzo.

n = tamaño de muestra mitocondrial (el tamaño de muestra de los otros marcadores es similar); k = número de haplotipos mitocondriales; π = diversidad nucleotídica mitocondrial; h = diversidad genética mitocondrial; h_{ac} = diversidad genética en un sitio de restricción del intrón 1 de la actina; a_{ms} = número total de alelos en cuatro loci de microsatélites; A_{ms} = la suma correspondiente del número efectivo de alelos.

Datos de Medrano-González *et al.* 1995; Robles-Saavedra (en preparación) y Vázquez-Cuevas 2007.

Pacífico Norte y Océano Austral, separadas por el desfase estacional y por las zonas de hielo. Las ballenas del Pacífico mexicano son las de la subpoblación oriental del Pacífico Norte que se reproducen en Baja California Sur y Centroamérica; las que viven todo el año en el Golfo de California y las de la agregación invernal en las Islas Revillagigedo, cuya zona de alimentación se desconoce. El tamaño de estas poblaciones es difícil de asegurar; Urban *et al.* (1999) calcularon mediante marcaje un total de 2 000 individuos para todo el Pacífico mexicano, pero una investigación en proceso señala que la tasa de crecimiento de las poblaciones del Pacífico norte ha sido de 7% anual desde 1966 y que la subpoblación de Revillagigedo en sí misma cuenta con aproximadamente 2 000 individuos.

Los análisis filogeográficos y de coalescencia muestran dos crecimientos poblacionales, uno previo al Pleistoceno y otro al periodo interglacial postillinoiano. Se ha planteado la hipótesis de que, como resultado del descongelamiento de sus zonas de alimentación cerca de las costas, durante estas temporadas las ballenas jorobadas incrementan su abundancia, se dispersan y encuentran diferentes sitios de reproducción formando nuevas poblaciones. Tal podría ser el origen del grupo de las Islas Revillagigedo, luego de la pequeña glaciación entre los siglos XIV y XVIII (Herman 1979). En contraparte, durante las glaciaciones disminuye la abundancia de ballenas y se congregan cerca del Ecuador, incrementando el flujo génico e incluso cambiando de hemisferio (Medrano-González *et al.* 2001b; Baker y Medrano-González 2002).

Se calcula que el declive poblacional al que *M. novaeangliae* fue sometida por la caza disminuyó la diversidad genética de la especie en menos de 4% de su valor prístino (Medrano-González *et al.* 2001b), a pesar de lo cual las ballenas jorobadas del Pacífico mexicano tienen un grado de polimorfismo genético alto. Los niveles de diversidad mitocondrial y nuclear son mayores que los de ejemplares de otras partes del mundo, además esta zona es muy representativa de la variación mundial: 13% de los haplotipos y 83% de los alelos de microsatélites. Tal condición se debe a que se trata de una zona de reproducción en la que confluyen ballenas de diferentes zonas de alimentación del Pacífico Norte y de otras aún no caracterizadas (además de las ballenas de las Islas Revillagigedo), aunado a que durante las glaciaciones ha habido flujo genético con las poblaciones que normalmente se reproducen y alimentan en Centro y Suramérica (Baker *et al.* 1998; Vázquez-Cuevas 2007). La variación dentro de las diferentes zonas de agregación del Pacífico mexicano es mayor en Los Cabos; además, y al contrario de lo que ocurre en el resto de las agregaciones, aquí los loci nucleares no se encuentran en equilibrio y los valores F_{IS} son positivos y relativamente altos (Baker *et al.* 1993; Medrano-González *et al.* 2001b). La interpretación es que se trata de un efecto Wahlund, lo cual sugiere que Los Cabos es más una zona de tránsito que destino migratorio (Baker *et al.* 1998; Vázquez Cuevas 2007).

Otro descubrimiento interesante es que la diversidad genética varía estacionalmente, lo cual indica que las ballenas jorobadas arriban de diferentes zonas de alimenta-

ción y se dispersan en el Pacífico mexicano con patrones espacio-temporales heterogéneos. Por otro lado, la diferenciación genética mitocondrial resultó ser mayor a la nuclear en todos los niveles, desde entre cuencas oceánicas hasta entre las zonas de una región. Esto puede ser prueba de que el flujo genético de los machos es mayor ya que se dispersan más en la búsqueda de hembras (Baker *et al.* 1998; Medrano-González *et al.* 2001b; Vázquez-Cuevas 2007; Robles-Saavedra, en preparación).

La investigación de las ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano forma parte de un esfuerzo internacional para estudiar con detalle la estructura genética e historia poblacional de estos mamíferos. La información a la fecha indica que México es una zona de reproducción importante para el mantenimiento de la diversidad genética del Pacífico Norte y para los procesos de dispersión y fragmentación poblacional que determinan la unidad evolutiva de la especie a escala mundial.

La otra ballena, *Eschrictius robustus* o ballena gris, ha sido ampliamente estudiada en todo el mundo; sin embargo se mencionarán solo los resultados que más competen a México. A comienzos del siglo XVIII la población del Atlántico se extinguió debido a la caza, y las remanentes en el Pacífico, Oriental y Occidental, casi sufren el mismo destino a mediados del XIX y principios del XX. La población del Pacífico Occidental ha recuperado su abundancia original, pero la Oriental, con apenas 100 individuos, se considera gravemente amenazada (Weller *et al.* 1999, 2002; Hilton-Taylor 2000). La comparación entre estas dos poblaciones mostró que son genéticamente distintas, de acuerdo con el análisis de varianza molecular de ADNmt ($\Phi_{ST} = 0.117$, $p < 0.001$, $F_{ST} = 0.087$, $p < 0.001$) (LeDuc *et al.* 2002). Dichos resultados son consistentes con los de Lang *et al.* (2004), las diferencias en diversidad haplotípica y nucleotídica muestran que la Oriental es relativamente divergente. En total se hallaron 36 haplotipos, 33 en la Occidental y solo 10 en la Oriental, con siete en común entre ambas. El análisis con microsatélites (Lang *et al.* 2004) mostró igualmente una mayor diversidad media en la población Occidental ($H = 0.76$ y 10.2 alelos por locus) que en la Oriental ($H = 0.72$, 9.5 alelos por locus). Esta diferencia no es tan grande como se esperaría dado el estado de la población Oriental, posiblemente porque el cuello de botella aún es muy reciente.

Se ha estudiado la variabilidad mitocondrial de ballenas grises en dos lagunas: San Ignacio y Ojo de Liebre, ambas zonas de reproducción en Baja California. La diversidad haplotípica y nucleotídica fueron similares entre ambos sitios y en San Ignacio fueron consistentes en años sucesivos (Goerlitz *et al.* 2003).

El análisis de la diversidad de los genes del complejo *Mhc* en ballenas de la población Occidental indica que efectivamente se encuentran sometidos a selección positiva (Flores-Ramírez 2005; Flores-Ramírez *et al.* 2000, 2004). Comparar estos resultados con los de la Oriental sería un estudio importante para determinar si su polimorfismo histocompatible está en niveles adecuados o si, por el contrario, podría afectar su recuperación.

Otra forma que podría usarse para evaluar la variación genética en cetáceos es mediante el uso de marcadores ligados al cromosoma Y, que permite identificar a los machos reproductores, su éxito y la edad de madurez sexual, parámetros necesarios para un mejor manejo.

El delfín *Tursiops truncatus* se distribuye en todo el mundo y se caracteriza por tener una gran plasticidad fenotípica. Se reconocen dos ecotipos: la forma costera y la forma pelágica (Walker 1981; Hersh y Duffield 1990; Mead y Potter 1990, 1995; Hoelzel *et al.* 1998; Natoli *et al.* 2004). Actualmente la Unión Mundial para la Naturaleza (UICN) considera que en general el conocimiento actual de estos delfines es insuficiente para definir su administración sustentable. Los estudios genéticos como estructura genética, grado de depresión por endogamia, tamaño efectivo y capacidad inmune son particularmente útiles para evaluar la vulnerabilidad de sus poblaciones ante los procesos de extracción.

Los estudios de *T. truncatus* en nuestro país se han realizado por un lado en las poblaciones del Golfo de México, Caribe y Atlántico Norte y por el otro en las del Golfo de California y Sinaloa. Los resultados de estos estudios se encuentran sintetizados en el cuadro 15.20.

En el Golfo de México y el Caribe se analizaron muestras de animales en cautiverio de Tabasco, Veracruz (agrupados como Sur del Golfo de México), Quintana Roo y Cuba, a las que se agregaron secuencias de delfines costeros del Atlántico Norte (WNAC por sus siglas en inglés), de pelágicos del mismo océano (WNAP) (Natoli *et al.* 2004), de pelágicos del norte del Golfo de México (NGM) y del GenBank (Bahamas y Cuba). En estas poblaciones se encontraron valores muy altos de estructura genética mitocondrial (F_{ST}), principalmente entre el Atlántico Norte y el resto (Islas 2005), por ejemplo $F_{ST} = 0.54266$ entre WNAC y Bahamas-Cuba. Por otro lado, todas las poblaciones mostraron una fina estructura genética: se encontró mayor flujo genético entre los delfines pelágicos del Atlántico Norte con los del sur del Golfo de México y Caribe, y a su vez estos con los del norte del

Cuadro15.20 Diversidad genética en ADNmt en *Tursiops truncatus* en el Golfo de California, Golfo de México, Caribe y Atlántico Norte

Localidad	Marcador	*n*	*A (L)*	*Ho*	*k*	*h*	π	Referencia
Atlántico Norte, Golfo de México y Caribe								
WNAP		25	—	—	11	0.8767	0.02131	Islas 2005
WNAC		29	—	—	6	0.8767	0.00735	Islas 2005
NGM		14	—	—	7	0.8571	0.01235	Islas 2005
SGM		16	—	—	9	0.8583	0.01309	Islas 2005
Quintana Roo	Mn y ADNmt	8	4.75(4)	0.7951	4	0.8214	0.055830	Islas 2005
Bah-Cuba	Mn y ADNmt	21	4.75(4)	0.652	6	0.4952	0.011056	Islas 2005
Tabasco-Veracruz	Mn y ADNmt	18	5.25(4)	0.666	9	0.8476	0.015433	Islas 2005
Golfo de California								
GC Norte	ADNmt	23	—	—	8	0.83	0.0104	Segura 2004
GC Islas	ADNmt	8	—	—	6	0.93	0.0177	Segura 2004
GC Centro	ADNmt	16	—	—	11	0.94	0.0119	Segura 2004
GC Sur	ADNmt	44	—	—	16	0.92	0.0118	Segura 2004
Sinaloa	ADNmt	11	—	—	6	0.80	0.0036	Segura 2004
Sinaloa		19	4.25(4)	0.6230	2	0.6000	0.001818	Islas 2005
Costeros GC	ADNmt	34	—	—	17	0.89	0.0113	Segura 2004
Oceánicos GC	ADNmt	52	—	—	20	0.94	0.0135	Segura 2004
Costeros GC	ADNmt e i.PLP	12	—	—	6	0.8030	0.01144	Rojo-Arreola 2005
Oceánicos GC	ADNmt e i.PLP	43	—	—	22	0.9568	0.01422	Rojo-Arreola 2005
Pacífico NE, Atlántico Norte y Golfo de México								
ENP	Mn	14	4.2(9)	0.536	—	—	—	Natoli *et al.* 2004
GM	Mn	22	4.9(9)	0.517	—	—	—	Natoli *et al.* 2004
WNAP	Mn	27	8.4(9)	0.655	—	—	—	Natoli *et al.* 2004
WNAC	Mn	27	5.6(9)	0.558	—	—	—	Natoli *et al.* 2004
ENA	Mn	27	5.3(9)	0.522	—	—	—	Natoli *et al.* 2004
MS	Mn	45	9.8(9)	0.527	—	—	—	Natoli *et al.* 2004

Marcador: marcador molecular utilizado; Mn = microsatélites nucleares; i.PLP = secuencia del intrón de la proteína PLP; *n* = número de muestras; *A* = media del número de alelos por locus; *L* = número de loci; *Ho* = heterocigosidad observada media; *k* = número de haplotipos; *h* = diversidad haplotípica; π = diversidad nucleotídica; WNAP = animales pelágicos de la región occidental del Atlántico Norte; WNAC = Costa occidental del Atlántico Norte; NGM = norte del Golfo de México; SGM = sur del Golfo de México; Bah-Cuba = Cuba y secuencias del GenBank provenientes de Bahamas (AF155162, AF378178, AF155160, AF155161, AF378176 y AF378177); GC = Golfo de California; ENA = oriente del Atlántico Norte (Inglaterra y Escocia); MS = Mar Mediterráneo.

mismo golfo (Natoli *et al.* 2004). También se observó flujo entre el Golfo de México y el Caribe, donde además los tres haplotipos de Quintana Roo representan 60% de la muestra, de modo que es probable que haya migración de delfines pelágicos en la zona (Islas 2005). Los análisis filogeográficos indican que estas poblaciones son un grupo monofilético dividido en cuatro, según sus haplotipos: *1*] pelágicos; *2*] costeros del Atlántico Norte; *3*] norte y sur del Golfo de México, y *4*] sur del Golfo de México y Caribe (Islas 2005).

En el Golfo de California se han realizado estudios con ADNmt en animales varados y en cautiverio en cinco localidades: San Felipe, Bahía de los Ángeles, Bahía Concepción, Loreto y Sinaloa (Segura 2004) y utilizando ADNmt y la secuencia del intrón de la proteína PLP en Bahía de la Paz, Concepción y el resto del Golfo de Cali-

fornia (Rojo-Arreola 2005). En general los delfines de este golfo presentaron diversidad haplotípica alta y nucleotídica moderada; con la proteína se encontraron valores de dichas diversidades menores a los hallados en el ADNmt (h = 0.6246 y π = 0.002297), lo que podría deberse al tamaño de muestra y a que todos los individuos eran machos. Por otro lado, los análisis de estructura genética mitocondrial entre los ecotipos costeros y pelágicos mostraron valores ligeramente bajos y marginalmente significativos ($F_{ST} = 0.10128$, $p < 0.002$; $\Phi_{ST} = 0.07616$, $p = 0.05474$), lo que indica un importante flujo genético entre ambos grupos (Rojo-Arreola 2005). A escala regional también se encontraron diferencias dentro del Golfo de California ($F_{ST} = 0.083$ y $\Phi_{ST} = 0.170$, $p < 0.0001$ en ambos) según la latitud: el Golfo norte, el Golfo sur y Sinaloa fueron las localidades más diferenciadas (Segura 2004; Rojo-Arreola 2005).

Por último, las poblaciones de Sinaloa se incluyeron en un análisis con microsatélites con las poblaciones del sur del Golfo de México y el Caribe (Islas 2005). Todas las poblaciones presentaron valores de heterocigosidad bastante altos (entre 0.6230 y 0.7251); sin embargo las agregaciones de delfines del Golfo de California presentaron una diversidad nucleotídica tres veces superior a las de Sinaloa (0.0036, Segura 2004). Dado que se han definido unidades poblacionales con base en dicha diversidad (Hayano *et al.* 2004; Natoli *et al.* 2004), la población de Sinaloa debe considerarse para estudios futuros.

En general las poblaciones del ecotipo pelágico fueron más diversas. Los valores de diversidad haplotípica fueron menores en el Caribe y el Golfo de México que en el de California, lo cual tal vez se deba al menor tamaño de muestra. En cambio la diversidad nucleotídica es muy similar en todas las poblaciones, exceptuando a Sinaloa y a los delfines costeros del Atlántico Norte Occidental, que estuvieron en un orden de magnitud por abajo. Por otro lado, en Quintana Roo se encontraron los valores más altos, además de la presencia de haplotipos que se cree provienen de delfines pelágicos.

Al igual que en otros cetáceos aún quedan vacíos de información que futuros análisis podrían completar. Por ejemplo, la variación del complejo *Mhc*, los marcadores ligados al cromosoma Y y la implementación de estrategias de entrecruzamiento con animales en cautiverio.

El siguiente y último cetáceo estudiado es la vaquita marina, *Phocoena sinus*. Se trata de una especie endémica de México que se encuentra representada por una sola población en las aguas someras del Alto Golfo de California. El tamaño poblacional más reciente y confiable es de 567 individuos (I.C.$_{95\%}$ 177-1073, Jaramillo-Legorreta *et al.* 1999).

Los resultados de los estudios de diversidad genética se encuentran en el cuadro 15.21 y se han realizado en ADNmt y en genes del complejo *Mhc*, en los exones responsables de codificar la región de unión del péptido (PBR) de loci clase II, y específicamente 171 pb del segundo exón del locus *DQB* y 210 pb del segundo exón del locus *DRB*. Además, se han analizado el segundo exón (147 pb), el segundo intrón (201 pb) y el tercer exón (198 pb) de al menos cuatro distintos loci clase I presentes en la especie.

La especie se distingue por una ausencia de variación genética en general, caracterizada por un monomorfismo mitocondrial, fijación en el locus *DQA* o *DQB* del *Mhc*, y un polimorfismo reducido pero funcional en *DRB*. Los únicos genes que han demostrado variación entre indivi-

Cuadro15.21 Estimadores de diversidad genética en *Phocoena sinus*

	n	*A o k*	*S*	*%N*	*%aa*	*dN**	*dS***	*h*	*F*
Región control	43	1	0	0	—	—	—	0	—
DQB*	25	1	0	0	0	0	0	0	1
DRB*	28	2	1	0.5 (1)	1.5 (1)	0.006	0	0.35	2
Mhc-I-A*	1	1	0	0	0	0	0	0	1
Mhc-I-B*	2	4	7	2.5 (2-4)	2.1 (1)	0.023	0.034	1	4
Mhc-I-C*	4	4	3	1.1 (1-2)	2.1 (1)	0.004	0.030	1	2
Mhc-I-D*	2	2	18	12.2	26.5 (13)	0.149	0.055	0	2

n = tamaño de muestra; *A* = número de alelos; *k* = número de haplotipos, *S* = sitios segregantes; %*N* = porcentaje de divergencia de nucleótidos (mínimo y máximo de diferencias); %*aa* = porcentaje de divergencia de aminoácidos (diferencias); *dN* = sustituciones no sinónimas por sitio; *dS* = sustituciones sinónimas por sitio; h: diversidad haplotípica; *F* = fenotipos.

* exón 2; ** calculado con MEGA 3.1 (Kumar *et al.* 2004).

Datos de Munguía-Vega 2002 y Munguía-Vega *et al.* 2007.

duos son aquellos del *Mhc* cuyos coeficientes de selección son los más altos como DRB y clase I (Satta *et al.* 1994). El análisis del ADNmt reveló la presencia de un solo haplotipo fijo en todos los individuos (Rosel y Rojas-Bracho 1999), mientras que el locus DQB también mostró una ausencia de variación genética con todos los individuos homocigotos para un alelo (Munguía-Vega 2002). El locus DRB presenta tan solo dos alelos que difieren entre sí en una sola sustitución nucleotídica no sinónima (Munguía-Vega *et al.* 2007). Los loci *Mhc-I-B* y *Mhc-I-C* mostraron heterocigosidad en los pocos individuos analizados. A excepción del locus *Mhc-I-D*, los alelos en general son muy similares entre sí y su traducción a aminoácidos muestra distintos fenotipos que difieren en un solo residuo. La ausencia de variación entre individuos en la región control y el locus DQB indican una elevada homocigosis, tal vez la mayor entre cetáceos.

Esta escasa variación es una característica común en especies de mamíferos insulares endémicos, y a diferencia de lo que ocurre en otros cetáceos, en la vaquita puede deberse primordialmente a un tamaño poblacional reducido a lo largo de su historia evolutiva (Taylor y Rojas-Bracho 1999; Hedrick 2001; Munguía-Vega 2002) y no a su reciente disminución por causas antropogénicas. Se estima que la vaquita divergió hace uno a dos millones de años en un proceso que involucró efecto fundador y especiación *in situ* en el Golfo de California (Taylor y Rojas-Bracho 1999). Dada la ineficacia de la selección para genes deletéreos en poblaciones pequeñas se han fijado algunos alelos que se asocian con las malformaciones características de la especie (un sexto dígito en ambas aletas pectorales, hiperosteosis y fusión de vértebras, entre otros: Ortega-Ortiz *et al.* 2000), pero que aparentemente no comprometen la viabilidad de los organismos. Por otro lado, el tamaño efectivo actual en la población se estima entre 50 y 250 individuos (Frankham 1995). Con estos datos los tiempos de coalescencia en genes neutrales de ADNmt se estiman en 50 a 250 generaciones, y para uno nuclear en 200 a 1000 (Nichols 2001).

La información genética actual indica una elevada susceptibilidad, sobre todo a patógenos extraños, pero no sugiere que la población esté condenada a la extinción. Por el contrario, indica una extraordinaria flexibilidad genómica capaz de absorber una carga genética durante miles de años y contrarrestar los efectos a largo plazo de la endogamia. Para evitar la extinción de esta especie endémica se debe eliminar su principal fuente de amenaza: la captura incidental en redes de pesca, lo que requiere implementar una serie de estrategias, como opciones socioeconómicas y de artes de pesca. La conservación *ex situ* no es una alternativa debido a que la vaquita sí se está reproduciendo en estado natural y su manejo en cautiverio sería difícil y posiblemente más perjudicial.

15.6.8 Roedores

El orden Rodentia es el que alberga el mayor número de especies entre los mamíferos de México y del mundo. Una gran cantidad de estas son de distribución amplia y se encuentran en una extensa gama de tipos de vegetación, hecho que eleva considerablemente su importancia ecológica. Sin embargo existe muy poca investigación genética sobre ellos. Por otro lado, muchos de los estudios en especies consideradas mexicanas fueron realizados en la distribución del roedor al norte o sur de las fronteras del país. Con todo, la información encontrada sobre variabilidad genética en roedores de México se presenta en el cuadro 15.22.

Dada esta escasez de información no es posible desprender demasiadas conclusiones sobre los niveles de variación genética. *Peromyscus guardia*, la única especie del género considerada en peligro de extinción en la NOM-059-SEMARNAT-2001, presentó la condición de que tiene los menores valores de variación y es isleña.

15.6.9 Murciélagos

Después de los roedores, el orden de mamíferos más diverso es Chiroptera, los murciélagos. En México existen 140 especies, de las cuales 20 se encuentran en la NOM-059-SEMARNAT-2001; dos en peligro de extinción, 15 amenazadas y tres sujetas a protección especial. Tal como sucede con los roedores, a pesar de la gran riqueza de especies de este orden los estudios genéticos son escasos, y pocos se enfocan en la variabilidad genética de las poblaciones.

Se han realizado estudios taxonómicos y filogenéticos que sugieren la existencia de especies de murciélagos mexicanas no reconocidas antes. Por ejemplo, con citocromo b del ADMmt se encontró (Guerrero *et al.* 2004) que *Artibeus jamaicensis triomylus* muestra distancias genéticas importantes con otras subespecies de *A. jamaicensis* como para merecer el estatus de especie. Por otro lado, estudios con ADNmt en las especies del género *Balantiopteryx* muestran que, suponiendo que el origen del género esté en las islas del Caribe antes del surgimiento del Istmo de Panamá, algunos individuos llegaron al sur de México y quedaron aislados por movimientos tectóni-

Cuadro15.22 Estimadores de variación genética para especies de roedores mexicanos

Taxón	Localidad o estado	Marcador	*P*	*k*	*He*	π	Referencia
			Geomyidae				
Thomomys bottae	Baja California, Baja California Sur	Citb	—	72/142		—	Álvarez-Castañeda y Patton 2004
			Heteromyidae				
Liomys pictus	Jalisco	Isoenzimas (30)	73	—	0.089	—	Vázquez-Domínguez *et al.* 2002
Chaetodipus bailey	Sonora, Baja California, Baja California Sur	COIII y Citb	—	42/49	—	—	Riddle *et al.* 2000
Neotoma fuscipes	Baja California	Citb	—	42/53	—	0.039	Matocq 2002
			Muridae				
Oryzomys couesi	Cozumel	Microsatélites (5)	—	—	0.689	—	Vega 2006
Oryzomys couesi	Cozumel, Chiapas, Campeche	Citb	—	18/28	—	0.005	Vega 2006
Peromyscus guardia	I.Estanque, Baja California Sur	Isoenzimas (23)	—	—	0.010	—	Vázquez-Domínguez *et al.* 2004
Peromyscus guardia	I.A. Guarda, Baja California Sur	Isoenzimas (21)	—	—	0.014	—	Avise *et al.* 1971
Peromyscus furvus	San Luis Potosí, Puebla, Hidalgo, Veracruz, Oaxaca	Isoenzimas (33)	24-45	—	0.01-0.05	—	Harris y Rogers 1999
Peromyscus mexicanus	Veracruz	Isoenzimas (33)	3	—	0.03	—	Harris y Rogers 1999
Peromyscus zarhynchus	Chiapas	Isoenzimas (33)	3	—	0.03	—	Harris y Rogers 1999
Peromyscus melanosis	Durango	Microsatélites (11)	—	—	0.8-0.95	—	Chirhart *et al.* 2005
Reithrodontomys sumichrasti	Hidalgo, Oaxaca, Veracruz, Guerrero, Chiapas, Michoacán, DF	Citb	30/43	—	0.039	—	Sullivan *et al.*, 2000

P = porcentaje de alelos polimórficos; *k* = número de haplotipos/respecto al total de individuos analizados; *He* = heterocigosidad esperada; π = diversidad nucleotídica.

cos, dando lugar a *B. plicata.* Posteriormente en el Golfo de México especió *B. io* (Lim *et al.* 2004a). Además Lim *et al.* (2004b) analizaron la filogenia del gen del citocromo b de ADNmt de las especies de *Artibeus* de tamaño corporal grande, y obtuvieron una filogenia de máxima parsimonia de especies aparentemente monofiléticas; *A. jamaicensis* y *A. planirostris* no conformaron un grupo monofilético a pesar de su parecido morfológico. Por otro lado, *A. lituratus* y *A. intermedius* deben estudiarse más a fondo para determinar si efectivamente se trata de dos especies distintas. El género *Natales*, del que recientemente se describió una nueva especie para México (Tejedor 2005), ha sido estudiado con citocromo b del ADNmt (Dávalos 2005) y se cambió el centro hipotético de diversificación de dicho género, de Mesoamérica al Caribe. Por otro lado Stadelmann *et al.* (2004), utilizando el mismo marcador, determinaron la posición taxonómica del murciélago pescador de Baja California (*Myotis vivesi*), especie endémica que dada su extraordinaria morfología contaba con su propio género (*Pizonyx*); sin embargo el estudio muestra que la especie forma parte de un clado bien definido junto con otras especies mexicanas (*M. velifer, M. yumanensis, M. nigricans* y *M. albescens*).

En lo que respecta a la filogeografía solo se ha analizado una especie: el murciélago guanero, *Tardarida brasiliensis*, usando ADNmt (Russell *et al.* 2005). Los resultados indican una virtual ausencia de estructura genética en los patrones de distribución, lo cual quiere decir que aunque al parecer existen grupos de murciélagos con un comportamiento migratorio específico, que utilizan rutas migratorias y regiones distintas, estos grupos realmente no son entidades genéticamente separadas. En esta misma especie se reportó una diversidad genética considerable (86 haplotipos) en colonias de México y el sur de Estados Unidos.

Otra serie de resultados importantes se ha obtenido usando microsatélites en estudios de parentesco en *Artibeus jamaicensis* (Ortega *et al.* 2003). El grado de diferenciación genética entre hembras de dos diferentes colonias fue muy pequeño. Los machos dominantes fueron los progenitores de la mayoría de las crías, seguidos por los machos satélites y luego por los machos subordinados, lo cual es consistente con la hipótesis de que el macho dominante es el padre del macho subordinado.

15.6.10 Aves

A pesar de que México ocupa en el mundo un lugar importante en la diversidad de aves (con alrededor de 1 000 especies), hay poca investigación sobre su variación genética. Los estudios que existen son muy recientes e incluyen dos tipos de especies: en peligro de extinción, por un lado, y que migran de Norteamérica a nuestro país, o que compartimos con Sudamérica, por el otro. En ambos casos el interés por conocer la variación genética y los patrones geográficos de su distribución es importante para su manejo.

El loro de cabeza amarilla y el quetzal (*Pharomachrus mocinno*) son dos valiosas especies que están en peligro de extinción según la legislación mexicana, y se distribuyen además en otras partes de América. En ambos casos el estatus taxonómico de las diferentes subespecies está en discusión (véase Ribas *et al.* 2007; Solórzano *et al.* 2004). En particular, para el quetzal la diversidad genética (usando una parte de 255 pb de la región control del ADN mitocondrial) de la subespecie que está en México (*Ph. mocinno mocinno*) estimada como $\pi = 0.0021$ es muy similar a la de la subespecie *Ph. mocinno costaricensis* ($\pi = 0.0026$), valores similares a los de otras especies de aves. En total se encontraron ocho haplotipos y una $\pi = 0.0171$. *Oporornis tolmei* (chipe de Potosí) es un gorrión migratorio descrito con estatus amenazado en la legislación mexicana. Se compararon las poblaciones del noroeste de Estados Unidos con las mexicanas de Coahuila y Nuevo León (Milá *et al.* 2000). En Estados Unidos se encontró un patrón de expansión poblacional, pero no en México, donde las redes de haplotipos tenían una estructura mucho mayor y la diversidad genética fue baja ($\pi = 0.006$).

En el chinchinero común, *Chlorospingus ophthalmicus,* se encontraron cinco áreas filogeográficamente diferentes (García-Moreno *et al.* 2004) que incluyen: *1*] sur de Chiapas y norte de Centroamérica; *2*] Los Tuxtlas (subespecie listada por la NOM-059-SEMARNAT-2001 de México como sujeta a protección especial); *3*] Sierra Madre del Sur; *4*] este de Oaxaca y norte de Chiapas, y *5*] Sierra Madre Oriental. La diferenciación genética, usando 686 pb alrededor del gene mitocondrial de ATPasa8 y no corregida por mutaciones múltiples, entre las muestras de Mesoamérica varió entre 0.3% y 7.3%, mientras que entre las muestras mesoamericanas y las de Sudamérica fue de 4.7% a 8%. Lo anterior muestra una estructura geográfica muy profunda.

En el atlepes de gorra castaña (*Buarremon brunneinucha*), con una parte de la región control de la mitocondria, se encontró una variación para las localidades mexicanas relativamente alta ($\pi = 0.0459$) cuando se compara con los otros clados estudiados para esta especie, cuya diversidad es de alrededor de 0.013 a 0.026. Esto coloca a los

linajes mexicanos como ancestrales y a los de los clados sureños como derivados (Cadena *et al.* 2007).

15.7 Conclusiones

Hasta ahora la mayoría de los estudios de diversidad genética de México se han enfocado en el acceso a recursos genéticos y beneficios y participación justa, pero no se había considerado su importancia como componente de la diversidad y base de la evolución. Por ello este capítulo representa una contribución novedosa por un lado, y significativa por el otro, ya que la diversidad genética desempeña un papel crucial en la viabilidad de las especies, su conservación y su uso potencial.

Alrededor de esto destacan las siguientes conclusiones: los estudios de genética de poblaciones pueden revelar la historia evolutiva del grupo, encontrar evidencias de cuellos de botella y brindar otros datos filogeográficos útiles para la conservación.

Los cuellos de botella son un indicador de pérdida de diversidad genética y por ende una amenaza para la conservación. Por lo anterior se debe prestar atención a las especies que a pesar de estar aumentando en número no han recuperado su diversidad genética, como es el caso del elefante marino. En otros casos, como el de la vaquita marina, el riesgo es mucho mayor porque no ha habido ni siquiera una recuperación demográfica.

A partir de los resultados encontrados en frijol, *Stenocereus stellatus*, agaves y otras plantas domesticadas, es evidente que las especies cultivadas nativas de México y sus parientes silvestres deben tener su propia estrategia de conservación. No como la que tradicionalmente se lleva a cabo en áreas protegidas sino una que esté vinculada a su manejo, tanto tecnificado como tradicional, y a una política de conservación *ex situ.*

Muchos de los estudios presentados comprueban que hay mayor diversidad genética en el centro de origen. Ciertas especies, como *Rhizobium*, algodón y otras más cuyo centro es México, siguen dicho patrón, mientras que otras de reciente introducción, como *Gluconacetobacter diazotrophicus*, tienen poca diversidad.

La diferenciación genética entre subpoblaciones es un indicador de la conectividad y es producida en gran parte por la diversidad de ambientes. Los estimados de diferenciación genética en especies mexicanas, como pinos, encinos, agaves, cícadas y algunos insectos, entre otros, ejemplifican que la heterogeneidad de ecosistemas de nuestro país se refleja también en una heterogeneidad genética. Este hecho tiene dos consecuencias: *a*] en las políticas de conservación y restauración debe considerarse una representatividad poblacional mayor por especie, y *b*] debe vincularse la información genética con el análisis de las regiones de México que han sido definidas como prioritarias para la conservación.

El impacto de la fragmentación debida a actividades humanas se refleja en la estructura y en la cantidad de variación genética de las poblaciones. Aun así, hacen falta más estudios explícitos que evalúen dicho riesgo, particularmente en especies con tamaños poblacionales pequeños.

Las zonas de reproducción de algunas especies como los manatíes, la ballena jorobada, las tortugas marinas, entre otras, que se encuentran en territorio mexicano son especialmente importantes para el mantenimiento de la diversidad genética, ya que se encuentran en un punto intermedio donde confluyen diversas subpoblaciones.

El presente capítulo también presenta aportaciones en ámbitos no estrictamente relacionados con la conservación de la diversidad. Por ejemplo, las especies patógenas que hasta ahora se han estudiado, muchas de ellas clonales como *Trypanosoma cruzi*, han mostrado una enorme heterogeneidad genética. Esto sugiere que deben adoptarse políticas de salud basadas en estrategias diversificadas y dirigidas contra varios linajes de forma simultánea. Los estudios de diversidad genética en parásitos del hombre y especies agroforestales pueden resultar una pieza importante para la epidemiología.

Por otro lado, la variación genética asociada a la adecuación ha sido poco estudiada en México y por ello está escasamente incorporada en este capítulo. Uno de esos marcadores moleculares es el complejo de histocompatibilidad, que ya ha sido trabajado en mamíferos marinos. Este tipo de enfoques, sumados a otros (ensayos de procedencias en especies forestales y agrícolas, por ejemplo) deben de ser favorecidos para entender de manera más completa no solo la variación genética *sensu lato,* sino sobre todo aquella asociada a la adaptación. Tal acercamiento resultaría relevante para las políticas de restauración, conservación y aprovechamiento.

Así, como hemos visto, estudiar la diversidad genética es fundamental para alcanzar un mejor nivel de vida en áreas como la salud pública, la sustentabilidad y la productividad agrícola, pecuaria, pesquera y forestal, la domesticación y la biomedicina.

Por otro lado, la riqueza genética de México da lugar a que muchos investigadores de otras partes del mundo

deseen estudiar las especies mexicanas. En este sentido, y considerando que los grupos de investigación asociados a esta área son pequeños, es fundamental la formación de recursos humanos que garanticen la fortaleza del campo en el futuro. Aunque el nivel de conocimiento actual de la variación genética en México se ha incrementado mucho (particularmente en los últimos 15 años) es todavía muy limitado si lo comparamos con el total de especies del país, y además se encuentra sesgado a algunos grupos (cuadro 15.1). Solamente alrededor de 45 de las especies estudiadas en este capítulo se encuentran en la NOM-059-SEMARNAT-2001, ya que su condición requiere especial atención; sin embargo, aún es un porcentaje muy pequeño de las 2 583 incluidas en la lista.

Para finalizar, la información recabada en este capítulo debe ser la base para dar continuidad a un esfuerzo nacional que conjunte el trabajo de los diferentes grupos de investigación. Debe plantearse crear una red de investigadores y una base de datos en línea con posibilidad de ser editada por los especialistas, y fomentarse las reuniones periódicas para revisar las políticas nacionales usando criterios genéticos. De este modo la información podrá analizarse de manera conjunta y su papel en la conservación y el manejo de recursos será más efectivo.

Referencias

Abadía, C.A. 2006. *Variabilidad genética del elefante marino del norte,* Mirounga angustirostris, *en Isla Guadalupe, Isla Cedros e Islas San Benito, Baja California, México.* Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada.

Aebi, A., N. Álvarez, R.D.J. Butcher, C. Hansson, A.M. Risterucci *et al.* 2004. Microsatellite markers in a complex of *Horismenus* sp. (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids of bruchid beetles. *Molecular Ecology Notes* **4**:707-709.

Aguirre, X. 2004. *Genética de poblaciones de dos especies mezcaleras:* Agave cupreta *y* A. potatorum. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Aguirre-Planter, E., G.R. Furnier y L.E. Eguiarte. 2000. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany* **87**:362-371.

Alfonso-Corrado, C., R. Esteban-Jiménez, R. Clark-Tapia, D. Piñero, J.E. Campos *et al.* 2004. Clonal and genetic structure of two Mexican oaks: *Quercus eduardii* and *Quercus potosina* (Fagaceae). *Evolutionary Ecology* **18**: 585-599.

Álvarez, N., D. McKey, M. Hossaert-McKey, C. Born, C. Mercier *et al.* 2005. Ancient and recent evolutionary history of the bruchid beetle, *Acanthoscelides obtectus* Say, a cosmopolitan pest of beans. *Molecular Ecology* **14**:1015-1024.

Álvarez-Castañeda, S.T., y J.L. Patton. 2004. Geographic genetic architecture of pocket gopher (*Thomomys bottae*) populations in Baja California, Mexico. *Molecular Ecology* **13**:2287-2301.

Appleyard, S.A., P.M. Grewe, B.H. Innes y R.D. Ward. 2001. Population structure of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the western Pacific Ocean, inferred from microsatellite loci. *Marine Biology* **139**:383-393.

Arriaga, L., E. Huerta, R. Lira-Saade, E. Moreno y J. Alarcón. 2006. Assessing the risk of releasing transgenic *Cucurbita* spp. in Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **112**:291-299.

Ashworth, T.M., y M.T. Clegg. 2003. Microsatelite markers in avocado (*Persea americana* Mill.) genealogical relationships among cultivated avocado genotypes. *Journal of Heredity* **94**:407-415.

Austin, J.W., A.L. Szalanski, R.H. Scheffrahn y M.T. Messenger. 2005. Genetic variation of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) in North America applying the mitochondrial rRNA 16S gene. *Annals of the Entomological Society of America* **98**:980-988.

Ávila-Díaz, I., y K. Oyama. 2007. Conservation genetics of an endemic and endangered epiphytic *Laelia speciosa* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* **94**:184-193.

Avise, J.C., M.H. Smith, R.K. Selander, T.E. Lawlor y P.R. Ramsey. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*: V. Insular and mainland species of the subgenus *Haplomylomys*. *Systematic Zoology* **23**:226-238.

Baker, C.S., A. Perry, J.L. Bannister, M.T. Weinrich, R.B. Abernethy *et al.* 1993. Abundant mitochondrial DNA variation and worldwide population structure in humpback whales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **90**:8239-8243.

Baker, C.S., L. Medrano-González, J. Calambokidis, A. Perry, F.B. Pichler *et al.* 1998. Population structure of nuclear and mitochondrial DNA variation among humpback whales in the North Pacific. *Molecular Ecology* **7**:695-707.

Baker, C.S., y L. Medrano-González. 2002. World-wide distribution and diversity of humpback whale mitochondrial DNA lineages, en C.J. Pfeiffer (ed.), *Molecular and cell biology of marine mammals*. Krieger, Melbourne, pp. 84-99.

Ball, A.O., y R.W. Chapman. 2003. Population genetic analysis of the white shrimp, *Litopenaeus setiferus*, using microsatellite genetic markers. *Molecular Ecology* **12**:2319-2330.

Ballesteros, G.A. 1999. *Contribuciones al conocimiento del frijol Lima* (Phaseolus lunatus *L.*) *en América tropical.* Tesis de doctorado. Colegio de Postgraduados. Montecillos, Estado de México.

Bargues, M.D., A. Marcilla, J.M. Ramsey, J.P. Dujardin, C.J. Schofield *et al.* 2000. Nuclear rDNA-based molecular clock of the evolution of triatominae (Hemiptera: Reduviidae), vectors of Chagas disease. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* **95**:567-573.

Barrera, L.L., M.E. Trujillo, M. Goodfellow, F.J. García, I. Hernández-Lucas *et al.* 1997. Biodiversity of bradyrhizobia nodulating *Lupinus* spp. *International Journal of Systematic Bacteriology* **47**:1086-1091.

Bass, A.L., D.A. Good, K.A. Bjorndal, J.I. Richardson, Z.M. Hillis *et al.* 1996. Host race or species? Allozyme characterization of the flowering dogwoodfly, a member of the *Rhagoletis pomonella* complex. *Heredity* **83**:652-662.

Bergh, B., y N. Ellstrand. 1986. Taxonomy of the avocado. California Avocado Society Yearbook **70**:135-145.

Bermejo, V.B. 1993. *Genetic diversity and the mating system in* Pinus engelmannii Carr. PhD thesis, Wisconsin University, Wisconsin.

Bernal, G.R., y P.H. Graham. 2001. Diversity in the rhizobia associated with *Phaseolus vulgaris* L. in Ecuador, and comparisons with Mexican bean rhizobia. *Canadian Journal of Microbiology* **47**:526-534.

Bernardi, G., S.R. Fain, J.P. Gallo-Reynoso, A.L. Figueroa-Carranza y B.J. Le Boeuf. 1998. Genetic variability in Guadalupe fur seals. *Journal of Heredity* **89**:301-305.

Bory, S., M. Grisoni, M.F. Duval y P. Besse. 2008. Biodiversity and preservation of vanilla: Present state of knowledge. *Genetic Resources and Crop Evolution* **55**:551-571.

Bosseno, M.F., C. Barnabe, E. Magallón Gastélum, F. Lozano Kasten, J. Ramsey *et al.* 2002. Predominance of *Trypanosoma cruzi* lineage in Mexico. *Journal of Clinical Microbiology* **40**:627-632.

Bowen, B.W., A.B. Meylan, J.P. Ross, C.J. Limpus, G.H. Balazs *et al.* 1992. Global population structure and natural history of the green turtle (*Chelonia mydas*) in terms of matriarchal phylogeny. *Evolution* **46**:865-881.

Bowen, B.W., y W.S. Grant. 1997. Phylogeography of the sardines (*Sardinops* spp.): Assessing biogeographic models and population histories in temperature upwelling zones. *Evolution* **51**:1601-1610.

Bowen, B.W., A.M. Clark, F.A. Abreu-Grobois, A. Chaves, H.A. Reichart *et al.* 1998. Global phylogeography of the ridley sea turtles (*Lepidochelys* spp.) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Genetica* **101**:179-189.

Bowen, L., B.M. Aldridge, R. DeLong, S. Melin, C. Godínez *et al.* 2006. MHC gene configuration variation in geographically disparate populations of California sea lions (*Zalophus californianus*). *Molecular Ecology* **15**:529-533.

Breniere, S.F., B. Taveira, M.F. Bosseno, R. Ordóñez, F. Lozano-Kasten *et al.* 2003. Preliminary results of random amplification of polymorphic DNA among Triatominae of the phyllosoma Complex (Hemiptera, Reduviidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* **98**:1033-1038.

Broughton, R.E., L.B. Stewart y J.R. Gold. 2002. Microsatellite variation suggests substantial gene flow between king mackerel (*Scomberomorus cavalla*) in the western Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. *Fisheries Research* **54**:305-316.

Brower, A.V.Z., y T.M. Boyce. 1991. Mitochondrial DNA variation in monarch butterflies. *Evolution* **45**:281-1286.

Brubacker, C.L., y J.F. Wendel. 1994. Reevaluating the origin of domesticated cotton (*Gossypium hirsutum*; Malvaceae) using nuclear restriction fragment length polymorphisms (RFLPs). *American Journal of Botany* **81**:1309-1326.

Buckler, E.S., M.M. Goodman, T.P. Holstford, J.F. Doebley y G.J. Sánchez. 2006. Phylogoegraphy of the wild subspecies of *Zea mays*. *Maydica* **51**:123-134.

Buonaccorsi, V.P., J.R. McDowell y J.E. Graves. 2001. Reconciling patterns of inter-ocean molecular variance from four classes of molecular markers in blue marlin (*Makaira nigricans*). *Molecular Ecology* **10**:1179-1196.

Caballero-Mellado, J., L.E. Fuentes-Ramírez, V.M. Reis y E. Martínez-Romero. 1995. Genetic structure of *Acetobacter diazotrophicus* populations and identification of a new genetically distant group. *Applied and Environmental Microbiology* **61**:3008-3013.

Caballero-Mellado, J., y E. Martínez-Romero. 1999. Soil fertilization limits the genetic diversity of *Rhizobium* in bean nodules. *Symbiosis* **26**:111-121.

Cadena, C.D., J. Klicka y R.E. Ricklefs. 2007. Evolutionary differentiation in the Neotropical montane region: Molecular phylogenetics and phylogeography of *Buarremon brushwnches* (Aves: Emberizidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **44**:993-1016.

Cahill, J.P. 2004. Genetic diversity among varieties of chía (*Salvia hispanica* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution* **51**:773-781.

Canteros, C.E. 2005. *Caracterización de cepas de* Histoplasma capsulatum *asociadas a histoplasmosis en pacientes con inmunocompromiso severo*. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Canteros, C.E., M.F. Zuiani, V. Ritacco, D.E. Perrotta, M.R. Reyes-Montes *et al.* 2005. Electrophoresis karyotypes and chromosome-length polymorphism of *Histoplasma capsulatum* clinical isolates from Latin America. *FEMS Immunology and Medical Microbiology* **45**:423-428.

Carr, J., y G. Shearer, Jr. 1998. Genome size, complexity and ploidy of the pathogenic fungus *Histoplasma capsulatum*. *Journal of bacteriology* **180**:6697-6703.

Casas, A., J. Cruse, E. Morales, A. Otero-Arnaiz y A. Valiente-Banuet. 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation* **15**:879-898.

Castañeda-Sortibrán, A.N. 1996. *Estructura y variación genética en el complejo "jethys" (Lepidoptera: Papilionoidea:*

Enantia) en México. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, UNAM, México.

Castillo, A., L.E. Eguiarte y V. Souza. 2005. A genomic population genetics analysis of the pathogenic LEE island in *E. coli*: In search of the unit of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**:1542-1547.

Castillo-Olguín, E. 2005. *Estructura genética poblacional de dos especies de tiburones* (Carcharhinus falciformis *y* Sphyrna lewini) *del Pacífico mexicano.* Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Chassin-Noria, O. 2002. *Estructura genética y sistemática molecular de la tortuga negra* Chelonia mydas *(Linnaeus, 1758) del estado de Michoacán, México.* Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Chassin-Noria, O., A. Abreu-Grobois, P.H. Dutton y K. Oyama. 2004. Conservation genetics of the east Pacific green turtle (*Chelonia mydas*) in Michoacán, Mexico. *Genetica* **121**:195-206.

Chen, H., P.L. Morrell, M. de la Cruz y M.T. Clegg. 2008. Nucleotide diversity and linkage disequilibrium in wild avocado (*Persea americana* Mill.). *Journal of Heredity* **99**: 382-389.

Chirhart, S.E., R.L. Honeycutt e I.F. Greenbaum. 2005. Microsatellite variation and evolution in the *Peromyscus maniculatus* species group. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **34**:408-415.

Chow, S., H. Okamoto, Y. Uozumi e Y. Takeuchi. 1997. Genetic stock structure of the swordfish (*Xiphias gladius*) inferred by PCR-RFLP analysis of the mitochondrial DNA control region. *Marine Biology* **127**:359-367.

CITES. 2000. The Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. Checklist of CITES species. Appendices I and II. As adopted by the Conference of the Parties, valid from 19 July, 2000.

Clark-Tapia, R. 2000. *Estructura genética de dos cactáceas columnares del Desierto Sonorense:* Stenocereus gummosus *y* S. eruca *(Cactaceae).* Tesis de maestría, Instituto de Ecología, UNAM, México.

Clark-Tapia, R., y F. Molina-Freaner. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran Desert. *Heredity* **90**: 443-450.

Clark-Tapia, R., C. Alfonso-Corrado, L.E. Eguiarte y F. Molina-Freaner. 2005. Clonal diversity and distribution in *Stenocereus eruca* (Cactaceae), a narrow endemic cactus of the Sonoran Desert. *American Journal of Botany* **92**: 272-278.

Clarke, K.E., B.P. Oldroyd, J.J.G. Quezada-Euán y T.E. Rinderer. 2001 Origin of honeybees *Apis mellifera* L. from the Yucatán peninsula inferred from mitochondrial DNA analysis. *Molecular Ecology* **10**:1347-1355.

Colín-Núñez, R. 2006. *Análisis de la diversidad genética y estructura poblacional de* Agave xylonacantha *(Agavaceae) utilizando "Inter Simple Sequence Repets" (ISSR) como marcador molecular.* Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Colunga-García Marín, P., J. Coello-Coello, L. Eguiarte y D. Piñero. 1999. Isoenzymatic variation and phylogenetic relations between henequén *Agave furcroydes* Lem. and its wild ancestor *A.angustifolia* Haw. *American Journal of Botany* **86**:115-123.

Crandall, K.A., O.R.P. Bininda-Emonds, G.M. Mace y R.K. Wayne. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* **15**:290-295.

Cuenca, A., A.E. Escalante y D. Piñero. 2003. Long distance colonization, isolation by distance, and historical demography in a relictual Mexican pinyon pine (*Pinus nelsonii* Shaw) as revealed by paternally inherited genetic markers (cpSSRs). *Molecular Ecology* **12**:2087-2097.

Cuevas, E. 2005. *Esterilidad masculina en* Kallstroemia grandiflora *y sus consecuencias en componentes reproductivos y en la estructura genética.* Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, UNAM, México.

Dávalos, L.M. 2005. Molecular phylogeny of funnel-eared bats (Chiroptera: Natalidae), with notes on biogeography and conservation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **37**: 91-103.

De la Rosa-Vélez, J., R. Escobar-Fernández, F. Correa, M. Maqueda-Cornejo y J. de la Torre-Cueto. 2000. Genetic structure of two comercial penaeids (*Penaeus californiensis* and *P. stylirostris*) from the Gulf of California. *Fishery Bulletin* **98**:674-683.

De Mérida, A.M., M. Palmieri, M. Yurrita, A. Molina, E. Molina *et al.* 1999. Mitochondrial DNA variation among *Anopheles albimanus* populations. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **61**:230-239.

Delgado, P. 2002. *Estructura poblacional, variación genética y conservación de cinco especies del género* Pinus*, endémicas de México.* Reporte Técnico-R116. CONABIO, México.

Delgado, P., D. Piñero, A. Chaos, N. Pérez-Nasser y E. Álvarez-Buylla. 1999. High population differentiation and genetic variation in the endangered Mexican pine *Pinus rzedowskii* (Pinaceae). *American Journal of Botany* **86**:669-676.

Delgado, P., R. Salas-Lizana, A. Vázquez-Lobo, A. Wegier, M. Anzidei *et al.* 2007. Introgressive hybridization in *Pinus montezumae* Lamb. and *P. pseudostrobus* Lindl. (Pinaceae): Morphological and molecular (cpSSR) evidence. *International Journal of Plant Sciences* **168**:861-875.

Delgado, P., L.E. Eguiarte, F. Molina-Freaner, E. Álvarez-Buylla y D. Piñero. 2008. Using phylogenetic, genetic and demographic evidence for setting conservation priorities for Mexican rare pines. *Biodiversity and Conservation* **17**: 121-138.

Díaz-Jaimes, P., y M. Uribe-Alcocer. 2003. Allozyme and RAPD variation in the eastern Pacific yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Fishery Bulletin* **101**:769-777.

Díaz-Jaimes, P., y M. Uribe-Alcocer. 2006. Spatial differentiation in the eastern Pacific yellowfin tuna revealed by microsatellite variation. *Fisheries Science* **72**: 590-596.

Díaz-Jaimes, P., M.L. Barbosa-Saldaña y M. Uribe-Alcocer. 2006. Allozyme variation in eastern Pacific brown shrimp *Farfantepenaeus californiensis* populations. *Fisheries Science* **72**: 696-698.

Doebley, J.F., M.M. Goodman y C.W. Stuber. 1985. Isozymic variation in *Zea* (Graminae). *Systematic Botany* **9**: 203-218.

Doherty, P.C., y R.M. Zinkernagel. 1975. A biological role for the major histocompatibility antigens. *Lancet* **1**: 1406-1409.

Duran, K.L., T.K. Lowrey, R.R. Parmenter y P.O. Lewis. 2005. Genetic diversity in Chihuahuan Desert populations of cresotebush (Zygophyllaceae: *Larrea tridentata*). *American Journal of Botany* **92**: 722-729.

Dutton, P.H., T.G. Davis y D. Owens. 1996. Molecular phylogeny for marine turtles based on sequences of the ND4-Leucine tRNA and control region of mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **5**: 511-521.

Dutton, P.H., B.W. Bowen, D.W. Owens, A. Barragán y S.K. Davis. 1999. Global phylogeography of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *Journal of Zoology* **248**: 397-409.

Eguiarte, L.E., V. Souza y A. Silva-Montellano. 2000. Evolución de la familia Agavaceae: filogenia, biología reproductiva y genética de poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **66**: 131-150.

Eguiarte, L.E., G.A. González y G.E. Sheinvar. 2006. *Genética de poblaciones en viveros de* A. cupreata *e impactos de los planes de manejo en la diversidad y estructuración de esta especie*. Informe Final Proyecto Conabio CS016, enero de 2006, México.

Ely, B., J. Viñas, J.R. Alvarado-Bremer, D. Black, L. Lucas *et al.* 2005. Consequences of the historical demography on the global populatrion structure of two highly migratory cosmopolitan marine fishes: The yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). *BMC Evolutionary Biology* **5**: 19.

Encalada, S.E., P.N. Lahanas, K.A. Bjordnal, A.B. Bolten, M.M. Miyamoto *et al.* 1996. Phylogeography and population structure of Atlantic and Mediterranean green turtle (*Chelonia mydas*): A mitochondrial DNA control region sequence assessment. *Molecular Ecology* **5**: 473-484.

Escalante, A.E. 2001. *Estructura genética de poblaciones de* Pinus pinceana *G. Gordon y Glendinning usando como marcadores moleculares microsatélites de cloroplasto (cpSSRs).* Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, unam, México.

Espinoza, B., J.M. Vera-Cruz, H. González, E. Ortega y R. Hernández. 1998. Genotypic and virulence correlation within Mexican stocks of *Trypanosoma cruzi* isolated from patients. *Acta Tropica* **69**: 239-254.

Fielder, J., G. Buffer y F. Bangerth. 1998. Genetic relationships for avocado (*Persea americana* Mill.) using RAPD markers. *Euphytica* **101**: 249-255.

Flores, A., E. Magallón-Gastélum, M.F. Obsceno, R. Ordóñez, F. Lozano Kasten *et al.* 2001. Isoenzyme variability of five principal triatomine vectorspecies of Chagas disease in Mexico. *Infection, Genetics and Evolution* **1**: 21-28.

Flores-Ramírez, S. 2005. *Evolutionary patterns in the cetacean major histocompatibility complex.* Doctoral dissertation. The University of New Mexico.

Flores-Ramírez, S., J. Urbán-Ramírez y R.D. Miller. 2000. Major histocompatibility complex class I loci from the gray whale (*Eschrichtius robustus*). *Journal of Heredity* **91**: 279-282.

Flores-Ramírez, S., R.D. Miller y J. Urbán-Ramírez. 2004. Major histocompatibility complex I polymorphism in a cetacean: The gray whale (*Eschrichtius robustus*). *Marine Mammal Science* **20**: 262-273.

Frankham, R. 1995. Effective population size/adult size ratios in wildlife: A review. *Genetical Research* **66**: 95-107.

Fuentes-Ramírez, L.E., T. Jiménez-Salgado, I.R. Abarca-Ocampo y J. Caballero-Mellado. 1993. *Acetobacter diazotrophicus*, and indoleacetic acid producing bacterium isolated from sugarcane cultivars of Mexico. *Plant and Soil* **154**: 145-150.

Fukunaga, K., J. Hill, Y. Vigoroux, Y. Matsuoka, J. Sánchez G. *et al.* 2005. Genetic diversity and population structure of teosinte. *Genetics* **169**: 2241-2254.

García, B.A., E.N. Moriyama y J.R. Powell. 2001. Mitochondrial DNA sequence of Triatomines (Hemiptera: Reduviidae): Phylogenetic relationships. *Journal of Medical Entomology* **38**: 675-683.

García-Moreno, J., D.G. Navarro-Sigüenza, A.T Peterson y L.A. Sánchez-González. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush-tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **33**: 186-196.

García-Rodríguez, A.I., B.W. Bowen, D. Domning, A.A. Mignucci-Giannoni, M. Marmontel *et al.* 1998. Phylogeography of the West Indian manatee (*Trichechus manatus*): How many populations and how many taxa. *Molecular Ecology* **7**: 1137-1149.

Gil-Vega, K., M. González-Chavira, O. Martínez de la Vega, J. Simpson y G. Vandemark. 2001. Analysis of genetic diversity in *Agave tequilana* var. *azul* using RAPD markers. *Euphytica* **119**: 335-341.

Goerlitz, D.S., J. Urbán, L. Rojas-Bracho, M. Belson y C.M. Schaeff. 2003. Mitochondrial DNA variation among eastern North Pacific gray whales (*Eschrichtius robustus*) on winter breeding grounds in Baja California. *Canadian Journal of Zoology* **81**: 1965-1972.

Gold, J.R., A.Y. Kristmundsdóttir y L.R. Richardson. 1997. Mitochondrial DNA variation in king mackerel

(*Scomberomorus cavalla*) from the western Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. *Marine Biology* **129**: 221-232.

González, D., y A.P. Vovides. 2002. Low intralineage divergence in *Ceratozamia* (Zamiaceae) detected with nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA trnL-F non-coding region. *Systematic Biology* **27**: 654-661.

González-Astorga, J., A.P. Vovides y C. Iglesias. 2003a. Morphological and geographical variation of the cycad *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae): Ecological and evolutionary implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* **141**: 465-470.

González-Astorga, J., A.P. Vovides, M.M. Ferrer y C. Iglesias. 2003b. Population genetics of *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae, Cycadales): Biogeographical and evolutionary implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* **80**: 457-467.

González-Astorga, J., A. Cruz-Angón, A. Flores-Palacios y A.P. Vovides. 2004. Diversity and genetic structure of the Mexican endemic epiphyte *Tillandsia achyrostachys* E. Morr. ex Baker var. *achyrostachys* (Bromeliaceae). *Annals of Botany* **94**: 545-551.

González-Astorga, J., A.P. Vovides, A. Cruz-Angón, P. Octavio-Aguilar y C. Iglesias. 2005. Allozyme variation in three extant populations of the narrowly endemic cycad *Dioon angustifolium* Miq. (Zamiaceae) from north-eastern Mexico. *Annals of Botany* **95**: 999-1007.

González-Astorga, J., A.P. Vovides, P. Octavio-Aguilar, D. Aguirre-Fey, F. Nicolalde-Morejón *et al.* 2006. Genetic diversity and structure of the cycad *Zamia loddigesii* Miq. (Zamiaceae): Implications for evolution and conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society* **52**: 533-544.

González-González, A. 2004. *Biología reproductiva y genética de poblaciones de* Agave garciaemendozae. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

González-Rodríguez, A., B. Benrey, A. Castañeda y K. Oyama. 2000. Population genetic structure of *Acanthoscelides obtectus* and *A. obvelatus* (Coleoptera: Bruchidae) from wild and cultivated *Phaseolus* spp. (Leguminosidae). *Annals of the Entomological Society of America* **93**: 1100-1107.

González-Rodríguez, A., J.F. Bain, J.L. Golden y K. Oyama. 2004. Chloroplast variation in the *Quercus affinis-Q. laurinae* complex in Mexico: Geographical structure and associations with nuclear and morphological variation. *Molecular Ecology* **13**: 3467-3476.

Good-Ávila, S.V., V. Souza, B.S. Gaut y L.E. Eguiarte. 2006. Timing and rate of speciation in *Agave* (Agavaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103**: 9124-9129.

Grant, W.S., y R.W. Leslie. 1996. Late Pleistocene dispersal of Indian-Pacific sardine populations in an ancient lineage of the genus *Sardinops*. *Marine Biology* **26**: 133-142.

Grant, W.S., y B.W. Bowen. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineales of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity* **89**: 415-426.

Guerrero, J.A., E. de Luna y D. González. 2004. Taxonomic status of *Artibeus jamaicensis triomylus* inferred from molecular and morphometric data. *Journal of Mammalogy* **85**: 866-874.

Hamrick, J.L., y M.J. Godt. 1990. Allozyme diversity in plant species, en A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler y B.S. Weir (eds.), *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 43-63.

Hamrick, J.L., y M.J.W. Godt. 1996. Conservation genetics of endemic plant species, en J.C. Avise y J.L. Hamrick (eds.), *Conservation genetics. Case histories from nature*. Chapman and Hall, Nueva York, pp. 281-304.

Hamrick, J.L., J.D. Nason, T.H. Fleming y J.F. Nassar. 2002. Genetic diversity in columnar cacti, en T.H. Fleming y A. Valiente-Banuet (eds.), *Columnar cacti and their mutualists: Evolution, ecology and conservation*. University of Arizona Press, Tucson, pp. 122-133.

Han, Y., X. Liu, U. Benny, H.C. Kistler y H.D. VanEtten. 2001. Genes determining pathogenicity to pea are clustered on a supernumerary chromosome in the fungal plant pathogen *Nectria haematococca*. *The Plant Journal* **25**: 305-314.

Harlan, J.R. 1971. Agricultural origins: Centers and noncenters. *Science* **174**: 468-474.

Harris, D., y D.S Rogers. 1999. Species limits and phylogenetic relationships among populations of *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy* **80**: 530-544.

Hatta, R., K. Ito, Y. Hosaki, T. Tanaka, A. Tanaka *et al.* 2002. A conditionally dispensable chromosome control host-specific pathogenicity in the fungal plant pathogen *Alternaria alternata*. *Genetics* **161**: 59-70.

Hayano, A., M. Yoshioka, M. Tanaka y M. Amano. 2004. Population differentiation in the Pacific white-sided dolphin *Lagenorhynchus obliquidens* inferred from mitochondrial DNA and microsatellite analyses. *Zoological Science* **21**: 989-999.

Hedrick, P.W. 2001. Conservation genetics: where are we now? *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 629-636.

Heist, J.E., J.E. Graves y J.A. Musick. 1995. Population genetics of the sandbar shark (*Carcharinus plumbeus*) in the Gulf of Mexico and Mid-Atlantic bight. *Copeia* **3**: 555-562.

Heist, J.E., y J.R. Gold. 2000. DNA microsatellite loci and genetic structure of red snapper in the Gulf of Mexico. *Transactions of the American Fisheries Society* **129**: 469-475.

Herman, L.M. 1979. Humpback whales in Hawaiian waters: A study in historical ecology. *Pacific Science* **33**: 1-15.

Hernández, A. 1999. *Consecuencias genéticas y evolutivas del surgimiento del Golfo de California en poblaciones de* Bursera microphylla *(Burseraceae) en el Desierto Sonorense*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Hernández, R., J. Herrera, M.F. Bosseno, S.F. Breniere y B. Espinoza. 2001. *Trypanosoma cruzi*: Data supporting clonality in Mexican stocks. *Journal of Parasitology* **87**: 1178-1181.

Hernández Verdugo, S., R. Luna Reyes y K. Oyama. 2001. Genetic structure and differentiation between of wild and domesticated populations of *Capsicum annuum* (Solanaceae) from Mexico. *Plant Systematics and Evolution* **226**: 129-142.

Hersh, S.L., y D.A. Duffield. 1990. Distinction between northwest Atlantic offshore and coastal bottlenose dolphins based on hemoglobin profile and morphology, en S. Leatherwood y R.R. Reeves (eds.), *The bottlenose dolphin*. Academic Press, San Diego, pp. 129-142.

Hilton-Taylor, C. 2000. IUCN red list of threatened species. IUCN/SSC, Gland y Cambridge.

Hoberg, E.P. 2006. Phylogeny of *Taenia*: Species definitions and origins of human parasites. *Parasitology International* **50** (Supplement): S23-S30.

Hoberg, E.P., N.L. Alkire, A. de Queiroz y A. Jones. 2001. Out of Africa: Origins of the *Taenia* tapeworms in humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **268**: 781-787.

Hoelzel, A.R., C.W. Potter y P.B. Best. 1998. Genetic differentiation between parapatric "nearshore" and "offshore" populations of the bottlenose dolphin. *Proceedings of the Royal Society London B* **265**: 1177-1183.

Hurtado, L.A., T. Erez, S. Castrezana y T.A. Markow. 2004. Contrasting population genetic patterns and evolutionary histories among sympatric Sonoran Desert cactophilic *Drosophila*. *Molecular Ecology* **13**: 1365-1375.

Hypsa, V., D. Tietz, J. Zivavy, R.O. Rigo, C. Galvao *et al.* 2002. Phylogeny and biogeography of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae): Molecular evidence of a New World origin of the Asiatic clade. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **23**: 447-457.

Iqbal, M.J., O.U.K. Reddy, K.M. El-Zik y A.E. Pepper. 2001. A genetic bottleneck in the 'evolution under domestication' of upland cotton *Gossypium hirsutum* L. examined using DNA fingerprinting. *TAG Theoretical and Applied Genetics* **103**: 547-554.

Islas, V.V. 2005. *Genética de poblaciones y filogeografía de toninas* Tursiops truncatus, *en el sur del Golfo de México y el Caribe.* Tesis de maestría, Instituto de Ecología, UNAM, México.

Izquierdo, L.Y. 1995. *Estructura y variación genética en cuatro especies de* Aechmea *(Bromeliaceae) en México:* A. mexicana *(Barker),* A. lueddemanniana *(K. Koch) Grogn. Ex Mez in Engl., Pflanzenr,* A. macvaughii *L.B. Smith y* A. tuitensis *(P. Magaña y E. Lott).* Tesis de doctorado, Centro de Ecología, UNAM, México.

Jaramillo-Legorreta, A.M., L Rojas-Bracho y T. Gerrodette. 1999. A new abundant estimate for vaquitas: First step for recovery. *Marine Mammal Science* **15**: 957-973.

Jiménez-Salgado, T., L.E. Fuentes-Ramírez, A. Tapia-Hernández, M.A. Mascarúa-Esparza, E. Martínez-Romero *et al.* 1997. *Coffea arabica* L., a new host plant for *Acetobacter diazotrophicus*, and isolation of other nitrogen-fixing acetobacteria. *Applied and Environmental Microbiology* **63**: 3676-3683.

Karl, S.A., y W.B. Bowen. 1999. Evolutionary significant units versus geopolitical taxonomy: Molecular systematics of an endangered sea turtle (genus *Chelonia*). *Conservation Biology* **13**: 990-999.

Kasuga, T., J.W. Taylor y T.J.White. 1999. Phylogenetic relationships of varieties and geographical groups of the human pathogenic fungus *Histoplasma capsulatum* Darling. *J. Clin. Microbiology* **37**: 653-663.

Kasuga, T., T.J. White, G. Koenig, J. McEwen, A. Restrepo *et al.* 2003. Phylogeography of the fungal pathogen *Histoplasma capsulatum. Molecular Ecology* **12**: 3383-3401.

Keeney, D.B., M.R. Heupel, R.E. Hueter y J.E. Heist. 2005. Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of the genetic structure of blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) nurseries in the northwestern Atlantic, Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Molecular Ecology* **14**: 1911-1923.

Kichler, K.L., M.T. Holder, S.K. Davis, R. Márquez y D.W. Owens. 1999. Detection of multiple paternity in the Kemp's ridley sea turtle with limited sampling. *Molecular Ecology* **8**: 819-830.

Kim, K.S., y T.W. Sappington. 2004. Boll weevil (*Anthonomus grandis* Boheman) (Coleoptera: Curculionidae) dispersal in the southern United States: Evidence from mitochondrial DNA variation. *Environmental Entomology* **33**: 457-470.

Kumar, S., K. Tamura y M. Nei. 2004. MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics* **5**: 150-163.

Kwon-Chung, K.J. 1972a. Sexual stage of *Histoplasma capsulatum. Science* **175**: 326.

Kwon-Chung, K.J. 1972b. *Emmonsiella capsulata*: Perfect state of *Histoplasma capsulatum*. *Science* **177**: 368-369.

Kyndt, T., B. van Droogenbroeck, E. Romeijn-Peeters, J.P. Romero-Motochi, X. Scheldeman *et al.* 2005. Molecular phylogeny and evolution of Caricaceae based on rDNA internal transcribed spacers and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **37**: 442-459.

Lang, A.R., D.W. Weller, R.G. LeDuc, A.M. Burdin, J. Hyde *et al.* 2004. Genetic differentiation between western and eastern gray whale populations using microsatellite markers. *International Whaling Commission.* SC/56/BRG38.

Lecomte, F.T., S.W. Grant, J.J. Dodson, R. Rodríguez-Sánchez y B.W. Bowens. 2005. Living with uncertainly: Genetic imprints of climate shifts in East Pacific anchovy (*Engraulis mordax*) and sardine (*Sardinops sagax*). *Molecular Ecology* **3**: 2169-2182.

Ledig, F.T. 1997. Genetic variation in *Pinus*, en D.M. Richardson (ed.), *Ecology and biogeography of* Pinus. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 251-280.

Ledig, F.T., V. Jacob-Cervantes, P.D. Hodgskiss y T. Eguiluz-Piedra. 1997. Recent evolution and divergence among popu-

lations of rare Mexican endemic, Chihuahua spruce, following Holocene climatic warming. *Evolution* **51**:1815-1827.

Ledig, F.T., M. Capó-Arteaga, P.D. Hodgkiss, H. Sbay, C. Flores-López *et al.* 2001. Genetic diversity and the mating system of a rare Mexican piñon, *Pinus pinceana*, and a comparison with *Pinus maximartinezii* (Pinaceae). *American Journal of Botany* **88**:1977-1987.

Ledig, F.T., P.D. Hodgskiss y V. Jacob-Cervantes. 2002. Genic diversity, the mating system, and conservation of a Mexican subalpine relic, *Picea mexicana* Martínez. *Conservation Genetics* **3**:113-122.

Ledig, F.T., P. Hodgskiss, K.V. Krutovskii, D.B. Neale y T.E. Piedra. 2004. Relationships among the spruce (*Picea*, Pinaceae) of southwestern North America. *Systematic Botany* **29**:75-295.

LeDuc, R.G., D.W. Weller, J. Hyde, A.M. Burdin, P.E. Rosel *et al.* 2002. Genetic differences between western and eastern gray whales (*Eschrichtius robustus*). *Journal of Cetacean Research and Management* **4**:1-5.

Lim, B.K., M.D. Engstrom, N.B. Simmons y J.M. Dunlop. 2004a. Phylogenetics and biogeography of least sac-winged bats (*Balantiopteryx*) based on morphological and molecular data. *Mammalian Biology* **69**:225-237.

Lim, B.K., M.D. Engstrom, T.E. Lee, J.C. Patton y J.W. Bickham. 2004b. Molecular differentiation of large species of fruit-eating bats (*Artibeus*) and phylogenetic relationships based on the cytochrome b gene. *Acta Chiropterologica* **6**:1-12.

Loaiza-Figueroa, F., K. Ritland, J.A. Laborde-Cancino y S.D. Tanksley. 1989. Patterns of genetic variation of the genus *Capsicum* (Solanaceae) in Mexico. *Plant Systematics and Evolution* **165**:159-188.

López-Castro, M.C., y A. Rocha-Olivares. 2005. The panmixia paradigm of eastern Pacific olive ridley turtles revised: Consequences for their conservation and evolutionary biology. *Molecular Ecology* **14**:3325-3334.

López-Olmos, V., N. Pérez-Nasser, D. Piñero, E. Ortega, R. Hernández *et al.* 1998. Biological characterization and genetic diversity of Mexican isolates of *Trypanosoma cruzi*. *Acta Tropica* **69**:239-254.

Lucio, J.D. 2006. *Genética de poblaciones y proceso de domesticación de* Polaskia chichipe *en el Valle de Tehuacán, Puebla*. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.

Maldonado, E.J., F. Orta-Dávila, B.S. Stewart, E. Geffen y R.K. Wayne. 1995. Intraspecific genetic differentiation in California sea lions (*Zalophus californianus*) from southern California and the Gulf of California. *Marine Mammal Science* **11**:46-58.

Maravilla, P., V. Souza, A. Valera, M. Romero-Valdovinos, Y. López-Vidal *et al.* 2003. Detection of genetic variation in *Taenia solium*. *Journal of Parasitology* **89**:1250-1254.

Marcilla, A., M.D. Bargues, J.M. Ramsey, E. Magallón-Gastélum, P.M. Salazar-Shettino *et al.* 2001. The ITS-2 of the nuclear rDNA as a molecular marker for papulations, species, and phylogenetic relationships in Triatominae (Hemiptera: Reduviidae), vector of Chagas disease. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **18**:136-142.

Martínez, L., J. Caballero-Mellado, J. Orozco y E. Martínez-Romero. 2003. Diazotrophic bacteria associated with banana (*Musa* sp.). *Plant and Soil* **257**:35-47.

Martínez, N. 2001. Variabilidad izoenzimática en especies de distribución restringida: *Pinus culminicola* y *P. greggii*. XV Congreso Mexicano de Botánica, Querétaro, México.

Martínez-Castillo, J., D. Zizumbo-Villarreal, H. Perales-Rivera y P. Colunga-García Marín. 2004. Intraspecific diversity and morpho-phenological variation in *Phaseolus lunatus* L. from the Yucatán Peninsula, Mexico. *Economic Botany* **58**: 354-380.

Martínez-Castillo, J., D. Zizumbo-Villarreal, P. Gepts, P. Delgado-Valerio y P. Colunga-García Marín. 2006. Structure and genetic diversity of wild populations of Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) from the Yucatán Peninsula, Mexico. *Crop Science* **46**:1071-1080.

Martínez-Castillo, J., D. Zizumbo-Villarreal, P. Gepts y P. Colunga-García Marín. 2007. Gene flow and genetic structure in the wild-weedy-domesticated complex of *Phaseolus lunatus* L. in its Mesoamerican center of domestication and diversity. *Crop Science* **47**:58-66.

Martínez-Castillo, J., D. Zizumbo-Villarreal y P. Colunga-García Marín. 2008. Genetic erosion and *in situ* conservation of Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) landraces in its Mesoamerican diversity center. *Genetic Resources and Crop Evolution* DOI 1007/s10722-008-93141.

Martínez-Palacios, A., L.E. Eguiarte y G.R. Furnier. 1999. Genetic diversity of the endangered endemic *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) in the Chihuahuan Desert. *American Journal of Botany* **86**:1093-1098.

Martínez-Romero, E., L. Segovia, F.M. Mercante, A.A. Franco, P. Graham *et al.* 1991. *Rhizobium tropici*, a novel species nodulating *Phaseolus vulgaris* L. beans and *Leucaena* sp. trees. *International Journal of Systematic Bacteriology* **41**: 417-426.

Martínez-Sánchez, A., A.D. Camacho, M.T. Quintero-Martínez y R. Alejandre-Aguilar. 2007. Effect of ectoparasitic *Pimeliaphilus plumifer* mites (Acari: Pterygosomatidae) on *Meccus pallidipennis* (Hemiptera: Reduviidae) and several other Chagas' disease vectors under laboratory conditions. *Experimental and Applied Acarology* **42**:139-149.

Matheson, A.C., J.C. Bell y R.D. Barnes. 1989. Breeding systems and genetic structure in some Central American pine populations. *Silvae Genetica* **38**:107-113.

Matocq, M.D. 2002. Phylogeographical structure and regional history of the dusky-footed woodrat, *Neotoma fuscipes*. *Molecular Ecology* **11**:229-242.

McGinnis, M.R., y B. Katz. 1979. *Ajellomyces* and its synonym *Emmonsiella*. *Mycotaxon* **8**:157-164.

Mead, J.G., y C.W. Potter. 1990. Natural history of bottlenose dolphins along the central Atlantic coast of the United States, en S. Leatherwood y R. Reeves (eds.), *The bottlenose dolphin*. Academic Press, San Diego, pp. 165-195.

Mead, J.G., y C.W. Potter. 1995. Recognizing two populations of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) off the Atlantic coast of North America: Morphological and ecologic considerations. *IBI Reports* **5**: 31-44.

Medrano-González, L. 2006. Hacia una dinámica de la mastofauna marina mexicana: análisis de composición funcional y de algunas estructuras genéticas poblacionales, en E. Vázquez-Domínguez y D.J. Hafner (eds.), *Genética de mamíferos mexicanos: presente y futuro*. *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.* **32**: 9-19.

Medrano-González, L., A. Aguayo-Lobo, J. Urbán-Ramírez y C.S. Baker. 1995. Diversity and distribution of mitochondrial DNA lineages among humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology* **73**: 1735-1743.

Medrano-González, L., B. Morales Vela, M.R. Robles Saavedra, A.I. García Rodríguez y C.S. Baker. 2001a. Análisis preliminar de la filogenia mitocondrial de *Trichechus* y de su variación genética en México. XXVI Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Ensenada.

Medrano-González L., C.S. Baker, M.R. Robles-Saavedra, J. Murrell, M.J. Vázquez-Cuevas *et al.* 2001b. Trans-oceanic population genetic structure of humpback whales in the North and South Pacific. *Mem. Qld. Mus.* **47**: 465-479.

Milá, B., D.J. Girman, M. Kimura y T.B. Smith. 2000. Genetic evidence for the effect of a postglacial population expansion on the phylogeography of a North American songbird. *Proceedings of the Royal Society London B* **267**: 1033-1040.

Miles, M.A., R.A. Cedillos, M.M. Povoa, A.A. Souza, A. de Prata *et al.* 1981. Do radically dissimilar *Trypanosoma cruzi* strains (zymodemes) cause Venezuela and Brazilian forms of Chagas'disease? *Lancet* **20**: 1338-1340.

Milgroom, M.G. 1996. Recombination and the multilocus structure of fungal populations. *Annual Review of Phytopathology* **34**: 454-477.

Millar, C.I. 1993. Impact of the Eocene on the evolution of *Pinus*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**: 471-498.

Miller, A.J., y B.A. Schaal. 2005. Domestication of a Mesoamerican cultivated fruit tree, *Spondias purpurea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **102**: 12801-12806.

Miller, A.J., y B.A. Schaal. 2006. Domestication and the distribution of genetic variation in wild and cultivated populations of the Mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* **15**: 1467-1480.

Minter, D.W. 1981. Lophodermium on pines. *Mycological Papers* **147**: 1-54.

Molina-Cruz, A., A.M.P. de Mérida, K. Mills, F. Rodríguez, C. Schoua *et al.* 2004. Gene flow among *Anopheles albimanus* populations in Central America, South America, and the Caribbean assessed by microsatellites and mitochondrial DNA. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **71**: 350-359.

Molina-Freaner, F., P. Delgado, D. Piñero, N. Pérez-Nasser y E. Álvarez-Buylla. 2001. Do rare pines need different conservation strategies? Evidence from three Mexican rare species. *Canadian Journal of Botany* **79**: 131-138.

Montes-Hernández, S., y L.E. Eguiarte. 2002. Genetic structure and indirect estimates of gene flow in three taxa of *Cucurbita* (Cucurbitaceae) in western Mexico. *American Journal of Botany* **89**: 1156-1163.

Morse, G.E., y B.D. Farrell. 2005. Interespecific phylogeography of the *Stator limbatus* species complex: The geographic context of speciation and specialization. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **36**: 201-213.

Motamayor, J.C., A.M. Risterucci, P.A. López, C.F. Ortiz, A. Moreno *et al.* 2002. Cacao domestication I: The origin of the cacao cultivated by the Mayas. *Heredity* **89**: 380-386.

Munguía-Vega, A. 2002. *Estudio del complejo principal de histocompatibilidad en la historia evolutiva y demográfica de la vaquita* Phocoena sinus. Tesis de maestría, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz.

Munguía-Vega, A., Y. Esquer-Garrigos, L. Rojas-Bracho, R. Vázquez-Juárez, A. Castro-Prieto *et al.* 2007. Genetic drift *vs.* natural selection in a long-term small isolated population: Major histocompatibility complex class II variation in the Gulf of California endemic porpoise (*Phocoena sinus*). *Molecular Ecology* **16**: 4051-4065.

Muñoz-Rojas, J., y J. Caballero-Mellado. 2003. Population dynamics of *Gluconacetobacter diazotrophicus* in sugarcane cultivars and its effect on plant growth. *Microbial Ecology* **46**: 454-464.

Muthukumarasamy, R., G. Revathi y P. Loganathan. 2002. Effect of inorganic N on the population, in vitro colonization and morphology of *Acetobacter diazotrophicus* (syn. *Gluconacetobacter diazotrophicus*). *Plant and Soil* **243**: 91-102.

Nason, J.D., J.L. Hamrick y T.H. Fleming. 2002. Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of the genetic structure in *Lophocereus*, a Sonoran Desert columnar cactus. *Evolution* **56**: 2214-2226.

Natoli, A., V.M. Peddemors y A.R. Hoelzel. 2004. Population structure and speciation in the genus *Tursiops* based on microsatellite and mitochondrial DNA analyses. *Journal of Evolutionary Biology* **17**: 363-375.

Navarro-Quesada, A., R. González-Chauvet, F. Molina-Freaner y L.E. Eguiarte. 2003. Genetic differentiation in the *Agave deserti* (Agavaceae) complex of the Sonoran Desert. *Heredity* **90**: 220-227.

Nichols, R. 2001. Gene trees and species trees are not the same. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 358-364.

Norstog, K.J., y T.J. Nicholls. 1997. *The biology of cycads*. Cornell University Press. Ithaca.

Nybom, H. 2004. Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology* **13**: 1143-1155.

Nybom, H., e I. Bartish. 2000. Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**: 93-114.

Ortega, J., J.E. Maldonado, G.S. Wilkinson, H.T. Arita y R.C. Fleischer. 2003. Male dominance, paternity, and relatedness in the Jamaican fruit-eating bat (*Artibeus jamaicensis*). *Molecular Ecology* **12**: 2409-2415.

Ortega-Ortiz, J.G., B. Villa-Ramírez y J.R. Gersenowies. 2000. Polydactyly and other features of the manus of the vaquita *Phocoena sinus*. *Marine Mammal Science* **16**: 277-286.

Otero-Arnaiz, A., A. Casas, J.L. Hamrick y J. Cruce-Sanders. 2005a. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in Tehuacán Valley, Mexico. *Molecular Ecology* **14**: 1603-1611.

Otero-Arnaiz, A, A. Casas y J.L. Hamrick. 2005b. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in central Mexico. *Molecular Ecology* **14**: 4313-4322.

Ouédraogo, M., y J.P. Baudoin. 2002. Comparative analysis of genetic structure and diversity in wild Lima bean populations from the Central Valley of Costa Rica, using microsatellite and isozyme markers. *Annual Report of the Bean Improvement Cooperative* **45**: 240-241.

Oyama, K., S. Hernández-Verdugo, C. Sánchez, A. González Rodríguez, P. Sánchez Peña *et al.* 2006. Genetic structure of wild and domesticated populations of *Capsicum annuum* (Solanaceae) from northwestern Mexico analyzed by RAPDs. *Genetic Resources and Crop Evolution* **53**: 553-562.

Payró de la Cruz, E., P. Gepts, P. Colunga-García Marín y D. Zizumbo Villarreal. 2005. Spatial distribution of genetic diversity in wild populations of *Phaseolus vulgaris* L. from Guanajuato and Michoacán, Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* **52**: 589-599.

Perry, J.L. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland.

Pfeiler, E., y T.A. Markow. 2001. Ecology and population genetics of Sonoran Desert *Drosophila*. *Molecular Ecology* **10**: 1787-1791.

Piñero, D., E. Martínez y R.K. Selander. 1988. Genetic diversity and relationships among isolates of *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli*. *Applied and Environmental Microbiology* **54**: 2825-2832.

Price, R.A., A. Liston y S.H. Strauss. 1998. Phylogeny and systematics of pines, en D.M. Richardson (ed.), *Ecology and biogeography of* Pinus. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 48-98.

Rangel-Flores, H., B. Sánchez, J. Mendoza-Duarte, C. Barnabé, S.F. Breniére *et al.* 2001. Serological and parasitological demonstration of *Trypanosoma cruzi* infections in an urban central area of Mexico: Correlation with electrocardiographic alterations. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **65**: 887-895.

Ravel, S., N. Monteny, D. Velasco-Olmos, J. Escalante-Verdugo y G. Cuny. 2001. A preliminary study of the population genetics of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) from Mexico using microsatellite and AFLP markers. *Acta Tropica* **78**: 241-250.

Reyes-Montes, M.R., M. Bobadilla-del Valle, M.A. Martínez-Rivera, G. Rodríguez-Arellanes, E. Flores-Robles *et al.* 1998. Tipificación de aislados clínicos de *Histoplasma capsulatum* por métodos fenotípicos y genotípicos. *Revista del Instituto Nacional de Enfermedades Respiratorias México* **11**: 195-201.

Reyes-Montes, M.R., M. Bobadilla-del Valle, M.A. Martínez-Rivera, G. Rodríguez-Arellanes, E. Maravilla *et al.* 1999. Relatedness analyses of *Histoplasma capsulatum* isolates from Mexican patients with AIDS-associated histoplasmosis by using histoplasmin electrophoretic profiles and randomly amplified polymorphic DNA patterns. *Journal of Clinical Microbiology* **37**: 1404-1408.

Ribas, C.C., E.S. Tavares, C. Yoshihara y C.Y. Miyaki. 2007. Phylogeny and biogeography of yellow-headed and blue-fronted parrots (*Amazona ochrocephala* and *Amazona aestiva*) with special reference to the South American taxa. *Ibis* **149**: 564-574.

Riddle, B.R., D.J. Hafner y L.F. Alexander. 2000. Comparative phylogeography of Baileys' pocket mouse (*Chaetodipus baileyi*) and the *Peromyscus eremicus* species group: Historical vicariance of the Baja California Peninsular Desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **17**: 161-172.

Robles-Saavedra, M.R. En preparación. *Variación genética mitocondrial y nuclear de la ballena jorobada* (Megaptera novaeangliae) *en el Pacífico mexicano*. Tesis de maestría, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México.

Rocha, M. 2006. *Ecología evolutiva comparada en cinco especies de* Agave. Tesis de doctorado, UNAM, México.

Rodríguez, I. 2000. Vestigios de la industria textil. *Actualidades Arqueológicas* **24**: 5-10.

Rojo-Arreola, A.L. 2005. *Estructura genética y poblacional de* Tursiops truncatus *(Cetacea: Delphinidae) en el Golfo de California: ¿Son las formas costera y oceánica genéticamente divergentes?* Tesis de maestría, Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz.

Rosel, P.E., y L. Rojas-Bracho. 1999. Mitochondrial DNA variation in the critically endangered vaquita, *Phocoena sinus*. *Marine Mammal Science* **15**: 990-1003.

Ruiz-Durán, M.E. 2006. *Patrones de diversidad genética y procesos de domesticación de* Polaskia chende *(Cactaceae)*. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.

Ruiz-Montoya, L., J. Núñez-Farfán y J. Vargas. 2003. Host-associated genetic structure of Mexican populations of the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* L. (Homoptera: Aphididae). *Heredity* **91**:415-421.

Russell, A.L., R.A. Medellín y G.F. McCracken. 2005. Genetic variation and migration in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Molecular Ecology* **14**: 2207-2222.

Sahaza-Cardona, J.H. 2004. *Relación genética entre aislamientos de* Histoplasma capsulatum *asociados a diferentes formas clínicas y distribución geográfica*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Sahaza-Cardona, J.H., M.R. Reyes-Montes, G. Zúñiga, M. Bobadilla-del Valle, C. Canteros *et al*. 2003. Variabilidad genética de aislamientos clínicos de *Histoplasma capsulatum* de Latinoamérica, revelados por RAPD-PCR y secuencias parciales de cuatro genes nucleares. V Congreso de Biología Molecular y Celular, Resumen 118, Sociedad Mexicana de Bioquímica, Querétaro.

Sainz, A., L. Mauro, E. Moriyama y B. García. 2004. Phylogeny of triatomine vectors of *Trypanosoma cruzi* suggested by mitochondrial DNA sequences. *Genetica* **121**:229-240.

Salas-Ríos, M.A., M.R. Reyes-Montes, M.A. Martínez-Rivera, E. Curiel-Quesada y M.L. Taylor. 1998. Genotipificación de cepas de *Histoplasma capsulatum* aisladas de pacientes con histoplasmosis asociada al sida, mediante el polimorfismo en la longitud de los fragmentos de restricción. *Revista del Instituto Nacional de Enfermedades Respiratorias México* **11**:202-207.

Sánchez, B., V. Monteón, P. Reyes y B. Espinoza. 2001. Standarization of ELISA and Western blot for detection of *Trypanosoma cruzi* antibodies using extracts of Mexican strains as antigens: Concordance between laboratories. *Archives of Medical Research* **32**:382-388.

Sánchez-Peña, P., K. Oyama, J. Núñez-Farfán, J. Fornoni, S. Hernández-Verdugo *et al*. 2006. Sources of resistance to whitefly (*Bemisia* spp.) in wild populations of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* (Dunal) Spooner, G.J. Anderson et R.K. Jansen in northwestern Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* **53**:711-719.

Sánchez-Velázquez, L.R., M.M. Goodman y C.W. Stuber. 2000. Isozymatic and morphological diversity in the races of maize, Mexico. *Economic Botany* **54**:43-59.

Sandner, L., L.E. Eguiarte, A. Navarro, A. Cravioto y V. Souza. 2001. The elements of the focus of enterocyte effacement in human and wild mammal isolates of *Escherichia coli*: evolution by assemblage or disruption? *Microbiology-SGM* **147**: 3149-3158.

Sandoval-Castellanos, E., M. Uribe-Alcocer y P. Díaz-Jaimes. 2005. Diferenciación genética poblacional en robalos (Pisces: Centropomidae) del Pacífico mexicano. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* **21**:35-41.

Sarti, E. 1997. La teniasis y cisticercosis por *Taenia solium*. *Salud Pública de México* **39**:225-231.

Satta, Y., C. O'Huigin, N. Takahata y J. Klein. 1994. Intensity of natural selection at the major histocompatibility complex loci. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **91**:7181-7188.

Schlüter, P.M., M. Soto-Arenas y S.A. Harris. 2007. Genetic variation in *Vanilla planifolia* (Orchidaceae). *Economic Botany* **61**:328-336.

Schofield, C.J., y J.P. Dujardin. 1997. Chagas disease vector control in Central America. *Parasitology Today* **13**:141-144.

Schramm, Y. 2002. *Estructura genética y filogeografía del lobo marino de California* (Zalophus californianus californianus) *en aguas adyacentes a la Península de Baja California, México*. Tesis de doctorado, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada.

Scoles, R.D., y J.E. Graves.1993. Genetic analysis of the population structure of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from the Pacific Ocean. *Fishery Bulletin* **91**:690-698.

Segura, G.I. 2004. *Diferenciación de ecotipos y estructura genética del delfín* Tursiops truncatus *en el Golfo de California*. Tesis de maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada.

Semarnat. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestre- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 6 de marzo de 2002, México. Disponible en <*http://www.semarnat.gob.mx/leyesynormas/Normas%20Oficiales%20Mexicanas%20vigentes/NOM-ECOL-059-2001.pdf*>.

Silva, C., L.E. Eguiarte, V. Souza. 1999. Reticulated and epidemic population genetic structure of *Rhizobium etli* biovar *phaseoli* in a traditionally managed locality in Mexico. *Molecular Ecology* **8**:277-287.

Silva, C., P. Vinuesa, L.E. Eguiarte, E. Martínez-Romero, V. Souza. 2003. *Rhizobium etli* and *Rhizobium gallicum* nodulate common bean (*Phaseolus vulgaris*) in a traditionally managed milpa plot in Mexico: Population genetics and biogeographic implications. *Applied and Environmental Microbiology* **69**:884-893.

Silva, C., P. Vinuesa, L.E. Eguiarte, V. Souza, E. Martínez-Romero. 2005. Evolutionary genetics and biogeographic structure of *Rhizobium gallicum sensu lato*, a widely distributed bacterial symbiont of diverse legumes. *Molecular Ecology* **14**:4033-4050.

Silva, C., F.L. Kan, E. Martínez-Romero. 2007. Population genetic structure of *Sinorhizobium meliloti* and *S. medicae* isolated from nodules of *Medicago* spp. in Mexico. *Fems Microbiology Ecology* **60**:477-489.

Silva-Montellano, A., y L.E. Eguiarte. 2003. Geographical patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan Desert. II. Genetic varia-

tion, differentiation, and inbreeding estimates. *American Journal of Botany* **90**:700-706.

Small, R.L., J.A. Ryburn y J.F. Wendel. 1999. Low levels of nucleotide diversity at homoeologous Adh loci in allotetraploid cotton (*Gossypium* L.). *Mol. Biol. Evol.* **16**:491-501.

Smith, C.I., y B.D. Farrell. 2005. Phylogeography of the longhorn cactus beetle *Moneilema appessum* LeConte (Coleoptera: Cerambycidae): Was the differentiation of the Madrean sky islands driven by Pleistocene climate changes? *Molecular Ecology* **14**:3049-3065.

Solórzano, S., A.J. Baker y K.Oyama. 2004. Conservation priorities for resplendent quetzals based on analysis of mitochondrial DNA control region sequences. *The Condor* **106**: 449-456.

Souto, R.P., O. Fernandes, A.M. Macedo, D.A. Campbell y B. Zingales. 1996. DNA markers define two major philogenetics lineages of *Trypanosoma cruzi*. *Molecular and Biochemical Parasitology* **83**:141-152.

Souza, V., L.E. Eguiarte, G. Ávila, R. Capello, C. Gallardo *et al.* 1994. Genetic structure of *Rhizobium etli* biovar *phaseoli* associated with wild and cultivated been plants (*Phaseolus vulgaris* and *Phaseolus coccineus*) in Morelos, Mexico. *Applied and Environmental Microbiology* **60**:1260-1268.

Souza, V., M. Rocha, A. Valera y L.E. Eguiarte. 1999. Genetic structure of natural populations of *Escherichia coli* in wild hosts on different continents. *Applied and Environmental Microbiology* **65**:3373-3385.

Stadelmann, B., L.G. Herrera, J. Arroyo-Cabrales, J.J. Flores-Martínez, B.P. May *et al.* 2004. Molecular systematics of the fishing bat *Myotis* (*Pizonyx*) *vivesi*. *Journal of Mammalogy* **85**:133-139.

Steele, P.E., G.F. Carle, G.S. Kobayashi y G. Medoff. 1989. Electrophoretic analysis of *Histoplasma capsulatum* chromosomal DNA. *Molecular and Cellular Biology* **9**:983-987.

Sullivan, J., E. Arellano y D.S. Rogers. 2000. Comparative phylogeography of Mesoamerican highland rodents: Concerted versus independent response to past climatic fluctuations. *The American Naturalist* **155**:755-768.

Tapia-Hernández, A., M.R. Bustillos-Cristales, T. Jiménez-Salgado, J. Caballero-Mellado y L.E. Fuentes-Ramírez. 2000. Natural endophytic occurrence of *Acetobacter diazotrophicus* in pineapple plants. *Microbial Ecology* **39**:49-55.

Taylor, B., y L. Rojas-Bracho. 1999. Examining the risk of inbreeding depresion in a naturally rare cetacean, the vaquita (*Phocoena sinus*). *Marine Mammal Science* **15**:1004-1029.

Taylor, B.L., K. Martien, S. Chivers y G. O'Corry-Crowe. 2005. Optimizing analyses of mtDNA sequence data to maximize power to detect population structure. Abstract. 16th. Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. San Diego, CA, 12 a 16 de diciembre de 2005.

Tejedor, A. 2005. A new species of funnel-eared bat (Natalidae: *Natalus*) from Mexico. *Journal of Mammalogy* **86**:1109-1120.

Tenaillon, M.I., M.C. Sawkins, A.D. Long, R.L. Gaut, J.F. Doebley *et al.* 2001. Patterns of DNA sequence polymorphism along chromosome 1 of maize (*Zea mays* ssp. *mays* L.). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**:9161-9166.

Tibayrenc, M. 1995. Population genetics of parasitic protozoa and other microorganisms. *Advances in Parasitology* **36**: 48-115.

Tibayrenc, M. 1996. Towards a unified evolutionary genetics in microorganisms. *Annual Reviews in Microbiology* **50**: 401-429.

Tibayrenc, M., y F.J. Ayala. 1988. Isoenzyme variability in *Trypanosoma cruzi*, the agent of Chagas' disease: Genetical, taxonomical and epidemiological significance. *Evolution* **42**:277-292.

Tibayrenc, M., F. Kjellberg, J. Arnaud, B. Oury, S.F. Breniere *et al.* 1991. Are eucariotic organisms clonal or sexual? A population genetics vantage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **88**:5129-5133.

Tinoco, A., A. Casas, R. Luna y K. Oyama. 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* **52**:525-538.

Tovar-Sánchez, E., y K. Oyama. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: Morphological and molecular evidence. *American Journal of Botany* **91**:1352-1361.

Trejo, L. 2006. *Genética de poblaciones de* Agave striata *Zucc.* Tesis de maestría, UNAM, México.

Trujillo-Contreras, F., F. Lozano-Kasten, M.M. Soto-Gutiérrez y R. Hernández-Gutiérrez. 1993. Prevalencia de infección a *Trypanosoma cruzi* en donadores de sangre en el estado de Jalisco, México. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical* **26**:89-92.

Urbán, J., C. Álvarez, M. Salinas, J. Jacobsen, K.C. Balcomb *et al.* 1999. Population size of humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in waters of the Pacific coast of Mexico. *Fisheries Bulletin* **97**:1017-1024.

Valencia, A.S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**: 33-53.

Vargas, J. 2000. *Impacto de la formación de la península de Baja California sobre la estructura genética de* Bursera hindsiana. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Vargas, C.F., V. Parra-Tabla, P. Feisinger y J. Leirana-Alcocer. 2006. Genetic diversity and structure in fragmented populations of the tropical orchid *Myrmecophila christinae* var. *christinae*. *Biotropica* **38**:754-763.

Vargas-Ponce, O. 2007. *Diversidad y relaciones genéticas del complejo* Agave angustifolia *Haw. y los agaves mezcaleros del occidente de México.* Tesis de doctorado, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida.

Vásquez-Arroyo, J., A. Sessitsch, E. Martínez y J.J. Peña-Cabriales. 1998. Nitrogen fixation and nodule occupancy by native strains of *Rhizobium* on different cultivars of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant and Soil* **204**: 147-154.

Vázquez-Cuevas, M.J.G. 2007. *Distribución espacial y temporal de microsatélites de las ballenas jorobadas,* Megaptera novaeangliae, *en el Pacífico mexicano.* Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Vázquez-Domínguez, E., G. Ceballos y D. Piñero. 2002. Exploring the relation between genetic structure and habitat heterogeneity in the rodent *Liomys pictus* from Chamela, Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) **86**: 17-29.

Vázquez-Domínguez, E., G. Ceballos y J. Cruzado. 2004. Extirpation of an insular subspecies by a single introduced cat: the case of the endemic deer mouse *Peromyscus guardia* on Estanque Island, Mexico. *Oryx* **38**: 347-350.

Vega, R. 2006. *Estructura y diversidad genética de* Oryzomys palustris cozumelae *de la isla de Cozumel.* Tesis de maestría, Instituto de Ecología, UNAM, México.

Vega, R., D. Piñero, B. Ramanankandrasana, M. Dumas, B. Bouteille *et al.* 2003. Population genetic structure of *Taenia solium* from Madagascar and Mexico: Implications for clinical profile diversity and immunological technology. *International Journal for Parasitology* **33**: 1479-1485.

Velasco, C.O., J.L. Valdespino, C.R. Tapia, B. Salvatierra, B.C. Guzmán *et al.* 1992. Seroepidemiología de la enfermedad de Chagas en México. *Salud Pública de México* **34**: 186.

Vianna, J.A., R.K. Bonde, S. Caballero, J.P. Giraldo, R.P. Lima *et al.* 2006. Phylogeography, phylogeny and hybridization in trichechid sirenians: Implications for manatee conservation. *Molecular Ecology* **15**: 433-447.

Vinuesa, P., y C. Silva. 2004. Species delineation and biogeography of symbiotic bacteria associated with cultivated and wild legumes, en D. Werner (ed.), *Biological resources and migration.* Springer Verlag, Berlín, pp. 143-155.

Vovides, A.P., M.A. Pérez-Farrera, J. González-Astorga, D. González, T. Gregory *et al.* 2003. An outline of our current knowledge on Mexican cycads (Zamiaceae: Cycadales). *Current Topics in Plant Biology* **4**: 159-174.

Walker, W.A. 1981. Geographical variation in morphology and biology of bottlenose dolphin (*Tursiops*) in the eastern North Pacific. *NOAA/NMFS Southwest Fisheries Center Administrative Report*, LJ-81-03C, La Jolla.

Weber, D.S., B.S. Stewart y N. Lehman. 2004. Genetic consequences of a severe population bottleneck in the Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*). *J. Hered.* **95**: 144-153.

Wegier, A. 2005. *Aislamiento por distancia de algodón* (Gossypium hirsutum) *en México: consecuencias para el manejo de plantas transgénicas.* Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Weller, D.W., B. Würsig, A.L. Bradford, A.M. Burdin, S.A. Blokhin *et al.* 1999. Gray whales (*Eschrichtius robustus*) off Sakhalin Island, Russia: Seasonal and annual patterns of occurrence. *Mar. Mammal Sci.* **15**: 1208-1227.

Weller, D.W., A.M. Burdin, B. Wursig, B.L. Taylor y R.L. Brownell, Jr. 2002. The western gray whale: A review of past exploitation, current status and potential threats. *J. Cetacean Res. Manag.* **4**: 7-12.

Wendel, J.F., C.L. Brubaker y A.E. Percival. 1992. Genetic diversity in *Gossypium hirsutum* and the origin of upland cotton. *Am. J. Bot.* **79**: 1291-1310.

Whitt, S.R., L.M. Wilson, M.I. Tenaillon, B.S. Gaut y E.S. Buckler IV. 2002. Genetic diversity and selection in the maize starch pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA **99**: 12959-12962.

WHO. 1991. Control of Chagas disease. Report of a World Health Organization expert Committee. Ginebra: World Health Organization, Technical report series. No. 811, 95 pp.

Wilkes, G. 2007. Urgent notice to all maize researchers: Disappearance and extinction of last wild teocinte population is more than half completed. A modest proposal for teocinte evolution *in situ*: The Balsas, Guerrrero, Mexico. *Maydica* **52**: 49-58.

Wilson, H.D., R. Lira e I. Rodríguez. 1994. Crop-weed gene flow: *Cucurbita argyrosperma* Huber and *C. fraterna* L.H. Bailey (Cucurbitaceae). *Economic Botany* **48**: 293-300.

Zavala-Castro, J.E., O. Velasco-Castrejón y R. Hernández. 1992. Molecular characterization of Mexican stocks of *Trypanosoma cruzi* using total DNA. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **47**: 201-210.

Zizumbo-Villarreal, D., P. Colunga-García Marín, E. Payró de la Cruz, P. Delgado Valerio y P. Gepts. 2005. Population structure and evolutionary dynamics of wild-weedy-domesticated complexes of common bean in a Mesoamerican region. *Crop Science* **45**: 1073-1083.

Zúñiga, G., Y. Salinas-Moreno, R. Cisneros, J.L. Hayes y J. Rinehart. 2006a. Genetic structure of *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Ann. Entom. Soc. Am.* **99**: 945-958.

Zúñiga, G., Y. Salinas-Moreno y R. Cisneros. 2006b. Deficiency of heterozygotes in the roundhead bark beetle, *Dendroctonus adjunctus* LeConte (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) due to Wahlund effect. *Ann. Entom. Soc. Am.* (en dictamen).

Adenda posterior a la impresión del libro

Recuadro 15.1 Vertebrados e invertebrados marinos

Axayácatl Rocha Olivares

Se agruparon en esta sección animales marinos de muy distintos taxa (peces, aves, equinodermos, crustáceos y moluscos) ya que, a diferencia de los medios ambientes terrestres y dulceacuícolas, el medio marino es relativamente continuo y sin barreras aparentes, con altos niveles de flujo genético causados, por ejemplo, por el acarreo pasivo de estadios larvarios planctónicos por las corrientes, por lo que estudiar grupos diversos no relacionados de manera filogenética pero sí ecológicamente resulta interesante. Los datos genéticos de esta sección se encuentran en el cuadro 1.

En lo que respecta a los estudios de diversidad genética, comparados con los vertebrados, los invertebrados parecen ser menos diversos; sin embargo, esto resulta de la predominancia de estudios aloenzimáticos y no de una tendencia taxonómica. Cabe mencionar que la baja diversidad mitocondrial de algunas especies se asocia con fluctuaciones demográficas históricas o contemporáneas (p. ej., sobrepesca o destrucción de hábitat). Los pocos estudios con microsatélites arrojan niveles muy variables de diversidad génica ($0.28 < H < 0.84$). Aunque el número de especies estudiadas es comparativamente pequeño, se observa también una diferencia en la variabilidad entre peces óseos y elasmobranquios, consistente con la menor tasa de evolución molecular de los peces cartilaginosos (Martin *et al.* 1992). Estas diferencias entre los marcadores y entre los taxa se observan también en los pocos estudios con más de un marcador en una misma especie (p. ej., 37, 47-50, 57 en el cuadro 1). Por otro lado, cabe resaltar el extremadamente pobre conocimiento genético que se tiene de las poblaciones de aves marinas y elasmobranquios que habitan los litorales mexicanos.

Existen diferencias considerables en la cantidad de especies con poblaciones estructuradas genéticamente para cada región geográfica. Por ejemplo, cuando solo 25% de las especies del Golfo de México y del Caribe se encuentran estructuradas, 80% de las del Golfo de California (GC), 65% de las del GC-Pacífico y 62% de las del Pacífico lo están. Esta alta incidencia de especies marinas altamente estructuradas está ligada al hecho de que el GC constituye uno de los centros de biodiversidad marina más importantes, aunque hacen falta más datos para corroborarlo. La diferenciación entre poblaciones alopátricas dentro y fuera del Golfo se encuentra mucho mejor documentada, tanto para especies de afinidad templada subtropical con distribuciones interrumpidas (Bernardi *et al.* 2003) como para aquellas de afinidad más tropical sin discontinuidad aparente (Sandoval-Castillo *et al.* 2004; Sandoval-Castillo 2005). Varios estudios apuntan hacia la existencia de un número importante de especies crípticas en el Golfo de California, particularmente entre los elasmobranquios. La influencia de Baja California y del GC en la diversificación de las biotas marinas y terrestres ha sido documentada (Riddle *et al.* 2000; Jacobs *et al.* 2004). La misma península de Baja California es una de las barreras asociadas que separa a los organismos del GC de los del Pacífico; otra barrera es la corriente al norte y al sur de Punta Eugenia (Bernardi y Talley 2000; Bernardi *et al.* 2003).

Un ejemplo de patrón de población cerrada es el copépodo harpacticoideo *Tigriopus californicus*, a lo largo de la costa de California y Baja California, cuyas poblaciones en Punta Baja y Playa Altamira no comparten alelos con las poblaciones de California. Además, los copépodos de Playa Altamira mostraron aislamiento reproductivo poscigótico con respecto a los demás, por lo que la divergencia ha evolucionado hasta una posible especiación (Ganz y Burton 1995). En el otro extremo del espectro se encuentran las especies como el dorado (*Coryphaena hippurus*) y el huachinango del Golfo (*Lutjanus campechanus*), con amplias distribuciones geográficas, tamaños poblacionales importantes y ausencia de diferenciación genética a grandes escalas geográficas (Gold *et al.* 1997; Rocha-Olivares *et al.* 2006). Las poblaciones de la cabrilla de roca *Paralabrax maculatofasciatus* dentro y fuera del GC manifiestan un aislamiento por distancia, por lo que la conectividad entre sus poblaciones puede darse conforme al patrón de camino de piedras (Stepien *et al.* 2001). Edmans *et al.* (1996) y más tarde Moberg y Burton (2000) reportan la existencia de un parchado genético caótico en las poblaciones de erizo morado de California y Baja California, en las que los niveles de variación geográfica están desacoplados de la distancia que separa a las poblaciones y es del mismo orden que la variación

Recuadro 15.1 [*continúa*]

encontrada entre las cohortes de erizos analizadas.

Existe una cantidad no despreciable de estudios sobre especies de vertebrados e invertebrados que habitan los litorales mexicanos, la mayoría de los cuales se han realizado fuera del país pero incluyen poblaciones mexicanas. Esta información es fundamental no sólo para aplicarla directamente a los planes de manejo y administración de los recursos explotados y explotables, sino para evaluar la vulnerabilidad de los ecosistemas a los cambios globales, como el cambio climático.

Cuadro 1 Índices de diversidad y estructura genéticas de especies de vertebrados e invertebrados marinos que abarcan poblaciones mexicanas

Especie	Nombre común[a]	Región[b]	Marcador[c]	Loci (pb)[d]	Pobl.[e]	N[f]	Diversidad promedio			Estructura[i]	Referencia(s)
							A/k[g]	H/h[h]	π		
Vertebrados											
Peces óseos											
Stegastes leucostictus	Jaqueta bonita	CRB	RFLP-MT	1	6	61	7	0.41	0.0007	$\Phi st = 0.172$***	1
Ophioblennius atlanticus	Blenido común	CRB	RFLP-MT	1	6	64	55	1.00	0.0104	$\Phi st = 0.003$	1
Abudefduf saxatilis	Petaca rayada	CRB	RFLP-MT	1	6	67	18	0.79	0.0029	$\Phi st = -0.011$	1
Gnatholepis thompsoni	Gobio puntadorada	CRB	RFLP-MT	1	6	61	42	0.98	0.0057	$\Phi st = 0.082$**	1
Haemulon flavolineatum	Ronco condenado	CRB	RFLP-MT	1	6	65	17	0.78	0.0029	$\Phi st = 0.001$	1
Halichoeres bivittatus	Doncella rayada	CRB	RFLP-MT	1	6	57	23	0.74	0.0028	$\Phi st = 0.079$**	1
Holocentrus adscensionis	Candil de vidrio	CRB	RFLP-MT	1	6	61	34	0.94	0.0044	$\Phi st = -0.003$	1
Thalassoma bifasciatum	Cara de cotorra	CRB	RFLP-MT	1	6	89	20	0.55	0.0015	$\Phi st = -0.012$	1
Lutjanus campechanus	Huachinango del Golfo	GM	RFLP-MT	1	9	707	92	0.74	0.0022	$Fst = -0.001$	2, 3
Lutjanus campechanus	Huachinango del Golfo	GM	MSAT	20	4	193	11.2	0.60	n.d	$\Phi st \leq 0.008$	4
Epinephelus morio	Cherna americana	GM	RFLP-MT	1	2	100	16	0.39	0.0006	$Fst = -0.007$	3
Abudefduf declivifrons	Petaca mexicana	GC	ALO	25	2	51	1.2	n.d	n.d.	n.d.	5
Axoclinus nigricaudus	Tres aletas colinegra	GC	SEC	mt D-loop (480)	9	105	86	0.99	0.0271	$\Phi st = 0.485$***	6
Malacoctenus hubbsi	Trambollo rojo	GC	SEC	mt D-loop (399)	4	36	17	n.d.	0.0060	$\Phi st = 0.246$***	7
Coralliozetus micropes	Tubícola cara de cebra	GC	SEC	mt D-loop (407)	4	25	12	n.d.	n.d.	$Fst = 0.75$*	7
Ophioblennius steindachneri	Borracho mono	GC	SEC	mt D-loop (321)	4	34	34	1.00	0.0617	$\Phi st = 0.00$	7
Ophioblennius steindachneri	Borracho mono	GC, PA	SEC	mt Cytb (630)	4	50	n.d	0.92	0.0110	$\Phi st = 0.387$**	8
Paralabrax maculatofasciatus	Cabrilla de roca	GC, PA	ALO	17	2	36	n.d	0.09	n.d.	$Fst = 0.021$	9

Cuadro 1 [*continúa*]

Especie	Nombre común[a]	Región[b]	Marcador[c]	Loci (pb)[d]	Pobl.[e]	N[f]	Diversidad promedio A/k[g]	H/h[h]	π	Estructura[i]	Referencia(s)
Paralabrax maculatofasciatus	Cabrilla de roca	GC, PA	SEC	mt D-loop (384)	5	63	7	0.14	0.0055	Φst = 0.92***	9
Leuresthes tenuis, L. sardina	Pejerrey californiano, p. sardina	GC, PA	SEC	mt D-loop (414)	3	11	5	0.72	n.d.	Fst = 0.97***	10
Girella nigricans	Chopa verde	GC, PA	SEC	mt D-loop (344)	10	107	87	0.99	0.0063	Fst = 0.51***	11
Hypsoblennius jenkinsi	Borracho mejillonero	GC, PA	SEC	mt D-loop (363)	2	7	5	0.74	n.d.	Fst = 0.84***	10
Chaenopsis alepidota	Tubícola lucio	GC, PA	SEC	mt D-loop (347)	2	11	9	0.85	n.d.	Fst = 0.67***	10
Gillichthys mirabilis	Chupalodo grande	GC, PA	SEC	mt Cytb (527)	7	99	58	0.97	0.0014	Fst = 0.62***	12
Anisotremus davidsonii	Sargo rayado	GC, PA	SEC	mt Cytb (692)	5	25	14	0.88	n.d.	Fst = 0.65***	10
Lythrypnus dalli	Gobio bonito	GC, PA	SEC	mt Cytb (703)	2	10	4	0.60	n.d.	Fst = 0.71***	10
Hermosilla azurea	Chopa bonita	GC, PA	SEC	mt D-loop (382)	4	15	12	0.90	n.d.	Fst = 0.02	10
Halichoeres semicinctus	Señorita piedrera	GC, PA	SEC	mt D-loop (365)	3	21	17	0.93	n.d.	Fst = 0.01	10
Semicossyphus pulcher	Vieja californiana	GC, PA	SEC	mt D-loop (429)	5	20	14	0.84	n.d.	Fst = 0.00	10
Sebastes macdonaldi	Rocote mexicano	GC, PA	SEC	mt D-loop (515)	3	95	63	0.97	0.0057	Fst = 0.00	10
Sebastes macdonaldi	Rocote mexicano	GC, PA	MSAT	7	4	111	13.5	0.76	n.d.	Fst = 0.007*	13
Embiotoca jacksoni	Mojarra negra	PA	SEC	mt D-loop (330)	10	240	54	0.88	0.0011	Fst = 0.42**	14
Fundulus parvipinnis brevis	Sardinilla chococo	PA	ALO	6	1	43	1.4	0.10	n.d.	n.d.	15
Fundulus parvipinnis parvipinnis	Sardinilla chococo	PA	ALO	6	1	42	1.4	0.09	n.d.	n.d.	15
Fundulus parvipinnis	Sardinilla chococo	PA	SEC	mt D-loop (396)	6	60	30.0	0.95	n.d.	Fst = 0.70***	16
Sebastes auriculatus	Rocote moreno	PA	MSAT	6	8	435	8[j]	0.60	n.d.	Fst = 0.057***	17
Sebastes paucispinis	Rocote bocaccio	PA	SEC/ MSAT	mt D-loop (453)/6	15	90/713	36/24.5	0.87/0.84	0.0084	Φst = 0.017/ Rst=0.079***	18
Coryphaena hippurus	Dorado	PA	PCR-RFLP	mt NADH1 (1400)	3	157	20.0	0.71	0.0062	Φst = 0.029**	19
Coryphaena hippurus	Dorado	GC, PA	SEC	mt NADH1 (751)	4	177	87.0	0.93	0.0052	Φst = 0.02	20
Lutjanus peru	Huachinango del Pacífico	PA	PCR-RFLP	mt D-loop (1350)	3	100	60	0.97	0.0323	Φst = 0.019	21
Elasmobranquios											
Rhinobatos productus	Guitarra viola	GC, PA	PCR-RFLP	mt D-loop (1850)	2	64	17	0.77	0.0119	Φst = 0.63***	22

Recuadro 15.1 [*continúa*]

Cuadro 1 [*continúa*]

Especie	Nombre común[a]	Región[b]	Marcador[c]	Loci (pb)[d]	Pobl.[e]	N[f]	Diversidad promedio				Referencia(s)
							A/k[g]	H/h[h]	π	Estructura[i]	
Rhinobatos productus	Guitarra viola	GC, PA	PCR-RFLP	mt NADH2 (1140)	4	136	4	0.52	0.0064	Φst = 0.94***	23
Narcine entemedor	Raya eléctrica gigante	GC, PA	PCR-RFLP	mt NADH2 (1120)	4	80	1	0.00	0.0000	Φst = 0.00	23
Gymnura marmorata	Raya mariposa californiana	GC, PA	PCR-RFLP	mt NADH2 (1163)	4	126	11	0.16	0.0022	Φst = 0.44***	23
Rhinoptera steindachneri	Gavilán dorado	GC, PA	PCR-RFLP	mt NADH2 (1129)	4	84	4	0.50	0.0026	Φst = 0.88***	23
Myliobatis californica	Tecolote	GC, PA	PCR-RFLP	mt NADH2 (1167)	3	72	14	0.40	0.0020	Φst = 0.12***	23
Mustelus henlei	Cazón hilacho	GC	SEC/ PCR-RFLP	mt Cytb/ n ITS2	1	8/12	5/1[k]	n.d.	n.d.	n.d.	24
Mustelus lunulatus	Cazón segador	GC	SEC/ PCR-RFLP	mt Cytb/ n ITS2	1	3/11	3/1[k]	n.d.	n.d.	n.d.	24
Mustelus californicus	Cazón mamón	GC	SEC/ PCR-RFLP	mt Cytb/ n ITS2	1	4/10	1/1[k]	n.d.	n.d.	n.d.	24
Mustelus albipinnis	Cazón puntas blancas	GC	SEC/ PCR-RFLP	mt Cytb/ n ITS2	1	6/11	1/1[k]	n.d.	n.d.	n.d.	24
Carchahrinus plumbeus	Tiburón aleta de cartón	GM, ATL	MSAT	3	3	71	2.3	0.28	n.d.	Rst = −0.003	25
Rhizoprionodon terraenovae	Cazón de ley	GM	RFLP-MT	1	3	52	7	0.64	0.0013	Homogeneidad	26
					Aves marinas						
Larus occidentalis wymani	Gaviota occidental	PA	ALO	25	5	84	1.30	0.06	n.d.	n.d.	27
Sula dactylatra	Bobo de cara azul	PA	SEC	mt D-loop (500)	14	292	106.0	n.d.	n.d.	n.d.	28
Fregata magnificens	Tijereta	PA CRB	SEC/ RAPD	mt D-loop (495)/5(9)[n]	4	89/ 99	2/n.d.	0.21/n.d.	0.0412/ n.d.	Φst = 0.018/0.059***	29
					Invertebrados						
					Equinodermos						
Eucidaris thouarsi	Erizo	GC, PA	ALO	9	2	113	3.11	n.d.	n.d.	Fst = −0.03	30
Strongylocentrotus purpuratus	Erizo morado	PA	ALO/ SEC	6/mt COI (320)	10	551/147	5.67/42	0.49/n.d.	0.0138	Fst = 0.033*/ 0.017	31
					Crustáceos						
Panulirus interruptus	Langosta roja	PA	ALO	12	5	244	2.32	0.10	n.d.	Fst = 0.101*	32
Panulirus interruptus	Langosta roja	PA	PCR-RFLP	mt D-loop (1350)	6	229	65	0.86	0.0340	Fst = 0.0084	33
Callinectes bellicosus	Cangrejo	GC, PA	SEC	mt COI (658)/ Cytb (290)	9	67/74	23/21	0.71/0.66	n.d.	Φst = −0.027/−0.018	34
Penaeus stylirostris	Camarón azul	GC	RAPD	8 (324)[n]	6	78	n.d.	n.d.	n.d.	Φst = 0.147**	35

Cuadro 1 [*concluye*]

Especie	Nombre común[a]	Región[b]	Marcador[c]	Loci (pb)[d]	Pobl.[e]	N[f]	Diversidad promedio A/k[g]	H/h[h]	π	Estructura[i]	Referencia(s)
Lepidophtalmus louisianensis	Camarón fantasma	GM	ALO	19	13	335	3.81	0.11	n.d.	Fst = 0.24*	36
Lepidophtalmus sp.	Camarón fantasma	GM	ALO	19	3	105	1.36	0.04	n.d.	Fst = 0.05	36
Callichirus islagrande	Camarón fantasma	GM	ALO	6	9	280	1.10	0.01	n.d.	Fst = 0.30	37
Pollicipes elegans	Percebe del Pacífico	PA	SEC	mt CO-I (312)	2	14	14	1.00	0.0170	n.d.	38
Tigriopus californicus	Copépodo	PA	ALO	7	11	550	3.85	n.d.	n.d.	d > 1.00[m]	39
Cletocamptus deborahdexterae	Copépodo	PA	SEC	mt COI (658)/ 16S (290)/ n rDNA (682)	1	11	1/1/2	0/0/0.18	n.d.	n.d.	40
Acartia californiensis	Copépodo	PA	ALO	8	2		1.55	0.07	n.d.	d = 0.006[o]	41
					Moluscos						
Dosidicus gigas	Calamar gigante	GC	SEC	mt CO-I (709)	1	28	17	n.d.	n.d.	n.d.	42
Mercenaria campechiensis	Almeja dura	GM	SEC	mt 16S	4	65	18	0.76	n.d.	n.d.	43
Haliotis corrugata	Abulón amarillo	PA	ALO	8	6	22[ℓ]	2.28	0.19	n.d.	Fst = 0.093*	44
Modiolus capax	Mejillón de piedra	GC	ALO	12	2	360	1.30	0.23	n.d.	Fst = 0.049***	45
Strombus gigas	Caracol rosado	GM CRB	ALO	8	4	200	2	0.04	n.d.	Fst = 0.104[(?)]	46
Crassostrea virginica	Ostión americano	GM	ALO	20	8	n.d.	n.d.	0.17	n.d.	n.d.	47

[a] Nombres de peces. Fuente: Nelson *et al.* (2004).
[b] Origen de muestras mexicanas. CRB = Caribe; GC = Golfo de California; PA = Costa Pacífico; GM = Golfo de México; ATL = Atlántico noroccidental.
[c] SEC = secuencias de ADN, RFLP-mt = fragmentos de restricción de genoma mitocondrial; PCR-RFLP = fragmentos de restricción de amplicones; MSAT = microsatélites; ALO = aloenzimas; RAPD = polimorfismos de ADN amplificados aleatoriamente.
[d] Loci aloenzimáticos polimorficos, total de loci microsatelitales, bp pares de bases analizadas.
[e] Pobl. se refiere al número total de localidades o poblaciones estudiadas.
[f] N = número total de organismos analizados.
[g] A = número promedio de alelos por locus; k = número de haplotipos.
[h] H = heterocigosidad promedio esperada; h = diversidad haplotípica promedio.
[i] El estadístico Fst o su análogo (Φst) permiten comparar de manera clara y cuantitativa la diferenciación existente entre poblaciones de distintas especies (véase capítulo 14 de este volumen). $*p < 0.05$; $**p < 0.01$; $***p < 0.001$; sin asterisco: no significativo.
[j] Estandarizado a n = 19.
[k] Se encontró sólo un haplotipo RFLP en el ITS2.
[ℓ] Tamaño de muestra promedio por locus.
[m] Distancia de Nei para una población (Playa Altamira) contra las demás.
[n] 8 primers y 324 loci analizados.
[o] Distancia de Nei indicando ausencia de diferenciación interpoblacional.
[(?)] No se reporta prueba de significancia.

Referencias: [1] Shulman y Bermingham (1995); [2] Gold *et al.* (1997); [3] Gold y Richardson (1998); [4] Gold *et al.* (2001); [5] Lessios *et al.* (1995); [6] Riginos y Nachman (2001); [7] Riginos (2005); [8] Muss *et al.* (2001); [9] Stepien *et al.* (2001); [10] Bernardi *et al.* (2003); [11] Terry *et al.* (2000); [12] Huang y Bernardi (2001); [13] Rocha-Olivares *et al.* (2003); [14] Bernardi (2000); [15] Camarena-Rosales *et al.* (2001); [16] Bernardi y Talley (2000); [17] Buonaccorsi *et al.* (2005); [18] Dávila-Ortiz (2004); [19] Rocha-Olivares *et al.* (2006); [20] Díaz-Jaimes *et al.* (2006); [21] Rocha-Olivares y Sandoval-Castillo (2003); [22] Sandoval-Castillo *et al.* (2004); [23] Sandoval-Castillo (2005); [24] Pérez-Jiménez (2006); [25] Heist y Gold (1999); [26] Heist *et al.* (1996); [27] Bell (1996); [28] Steeves *et al.* (2005); [29] González Jaramillo (2006); [30] Lessios *et al.* (1999); [31] Edmands *et al.* (1996); [32] Pérez-Enríquez *et al.* (2001); [33] García-Rodríguez y Pérez-Enríquez (2006); [34] Pfeiler *et al.* (2005); [35] Aubert y Lightner (2000); [36] Staton *et al.* (2000); [37] Staton (1995); [38] Van Syoc (1994); [39] Ganz y Burton (1995); [40] Rocha-Olivares *et al.* (2001); [41] Trujillo-Ortiz *et al.* (1995); [42] Gilly *et al.* (2005); [43] Ó Foighil *et al.* (1996); [44] Del Río-Portilla y Gonzalez-Avilés (2001); [45] De la Rosa-Vélez *et al.* (2000); [46] Tello-Cetina *et al.* (2005); [47] De la Rosa-Vélez y Camarena-Rosales (1988).

Recuadro 15.1 [*concluye*]

Referencias

Aubert, H., y D.V. Lightner. 2000. Identification of genetic populations of the Pacific blue shrimp *Penaeus stylirostris* of the Gulf of California, Mexico. *Mar. Biol.* **137**:875-885.

Bell, D. A. 1996. Genetic differentiation, geographic variation and hybridization in gulls of the *Larus glaucescens-occidentalis complex. Condor* 98:527-546.

Bernardi, G. 2000. Barriers to gene flow in *Embiotoca jacksoni*, a marine fish lacking a pelagic larval stage. *Evolution* **54**:226-237.

Bernardi, G., L. Findley y A. Rocha-Olivares. 2003. Vicariance and dispersal across Baja California in disjunct marine fish populations. *Evolution* **57**:1599-1609.

Bernardi, G., y D. Talley. 2000. Genetic evidence for limited dispersal in the coastal California killifish, *Fundulus parvipinnis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **255**:187-199.

Buonaccorsi, V. P., C. Kimbrell, E. Lynn y R. Vetter. 2005. Limited realized dispersal and introgressive hybridization influence, genetic structure and conservation strategies for brown rockfish *Sebastes auriculatus*. *Conservation Genetics* **6**:697-713.

Camarena-Rosales, F., J. de la Rosa-Vélez, G. Ruiz-Campos y F. Correa. 2001. Biometric and allozymic characterization of three coastal and inland killifish populations (Pisces : Fundulidae) from the Peninsula of Baja California, Mexico. *Int. Rev. Hydrobiol.* **86**:229-240.

Dávila-Ortiz, J. 2004. Variabilidad genética, estructura poblacional y efectos de la circulación oceanográfica en el flujo genético del bocaccio *Sebastes paucispinis* (Ayres, 1854), en el Pacífico noroccidental. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Ensenada.

de la Rosa-Vélez, J., y F. Camarena-Rosales. 1988. Aplicability of genetic variability measurements to the fishery of the American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin in the Gulf of Mexico. *Cienc. Mar.***14**:43-56.

de la Rosa-Vélez, J., C. Farfán y M.A. Cervantes-Franco. 2000. Geographic pattern of genetic variation in *Modiolus capax* (Conrad, 1837) from the Gulf of California. *Cienc. Mar.* **26**:585-606.

Del Río-Portilla, M.A., y J.G. González-Avilés. 2001. Population genetics of the yellow abalone, *Haliotis corrugata*, in Cedros and San Benito Islands: A preliminary survey. *Journal of Shellfish Research* **20**:765-770.

Díaz-Jaimes, P., M. Uribe-Alcocer, S. Ortega-García y J.D. Durand. 2006. Spatial and temporal mitochondrial DNA genetic homogeneity of dolphinfish populations (*Coryphaena hippurus*) in the eastern central Pacific. *Fish. Res.* **80**:333–338.

Edmands, S., P.E. Moberg y R.S. Burton.1996. Allozyme and mitochondrial DNA evidence of population subdivision in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Mar. Biol.* **126**:443-450.

Ganz, H.H., y R.S. Burton. 1995. Genetic differentiation and reproductive incompatibility among Baja California populations of the copepod *Tigriopus californicus*. *Mar. Biol.* **123**:821-827.

García-Rodríguez, F.J., y R. Pérez-Enríquez. 2006. Genetic differentiation of the California spiny lobster *Panulirus interruptus* (Randall, 1840) along the west coast of the Baja California Peninsula, Mexico. *Mar. Biol.* **148**:624-629.

Gilly, W. F., C.A. Elliger, C.A. Salinas, S. Camarilla-Coop, G. Bazzino y M. Beman. 2005. Spawning by jumbo squid *Dosidicus gigas* in San Pedro Mártir Basin, Gulf of California, Mexico. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* **313**:125-133.

Gold, J.R., E. Pak y L.R. Richardson. 2001. Microsatellite variation among red snapper (*Lutjanus campechanus*) from the Gulf of Mexico. *Mar. Biotechnol.* **3**:293-304.

Gold, J.R., y L.R. Richardson. 1998. Mitochondrial DNA diversification and population structure in fishes from the Gulf of Mexico and Western Atlantic. *J. Hered.* **89**:404-414.

Gold, J.R., F. Sun y L.R. Richardson. 1997. Population structure of red snapper from the Gulf of Mexico as inferred from analysis of mitochondrial DNA. *Trans. Am. Fish. Soc.* **126**:386-396.

González Jaramillo, M. 2006. Filopatría reproductiva y flujo genético de *Fregata magnificens*. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada.

Heist, E.J., y J.R. Gold. 1999. Microsatellite DNA variation in sandbar sharks (*Carcharhinus plumbeus)* from the Gulf of Mexico and mid-Atlantic Bight. *Copeia* **1999**:182-186.

Heist, E.J., J.A. Musick y J.E. Graves. 1996. Mitochondrial DNA diversity and divergence among sharpnose sharks, *Rhizoprionodon terraenovae*, from the Gulf of Mexico and Mid-Atlantic Bight. *Fish. Bull.*, **94**:664-668.

Huang, D., y G. Bernardi. 2001. Disjunct Sea of Cortez-Pacific Ocean *Gillichthys mirabilis* populations and the evolutionary origin of their Sea of Cortez endemic relative, *Gillichthys seta*. *Mar. Biol.* **138**:421-428.

Jacobs, D.K., T.A. Haney y K.D. Louie. 2004. Genes, diversity, and geologic process on the Pacific coast. *Annual Review of Earth and Planetary Science* **32**:601-652.

Lessios, H.A., G.R. Allen, G.M. Wellington y E. Bermingham. 1995. Genetic and morphological evidence that the Eastern Pacific damselfish *Abudefduf declivfrons* is distinct from *A. concolor* (Pomacentridae). *Copeia*, **1995**:277-288.

Lessios, H.A., B.D. Kessing, D.R. Robertson y G. Paulay. 1999. Phylogeography of the pantropical sea urchin *Eucidaris* in relation to land barriers and ocean currents. *Evolution* **53**:806-817.

Martin, A.P., G.J.P. Naylor y S.R. Palumbi. 1992. Rates of mitochondrial DNA evolution in sharks are slow compared with mammals. *Nature* **357**:153-155.

Moberg, P.E., y R.S. Burton. 2000. Genetic heterogeneity among adult and recruit red sea urchins, *Strongylocentrotus franciscanus*. *Mar. Biol.* **136**:773-784.

Muss, A., D.R. Robertson, C.A. Stepien, P. Wirtz y B.W. Bowen. 2001. Phylogeography of *Ophioblennius*: The role of ocean currents and geography in reef fish evolution. *Evolution* **55**:561-572.

Ó Foighil, D., T.J. Hilbish y R.M. Showman. 1996. Mitochondrial gene variation in *Mercenaria* clam sibling species reveals a relict secondary contact zone in the western Gulf of Mexico. *Mar. Biol.*, **126**:675-683.

Pérez-Enríquez, R., A. Vega, S. Ávila y J.L. Sandoval. 2001. Population genetics of red spiny lobster (*Panulirus interruptus*) along the Baja California Peninsula, Mexico. *Mar. Freshwater Res.* **52**:1541-1549.

Pérez-Jiménez, J.C. 2006. Biología y taxonomía de los tiburones del género *Mustelus* (Elasmobranchii) de la región norte del Golfo de California. Tesis de Doctorado. Centro Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Ensenada.

Pfeiler, E., L.A. Hurtado, L.L. Knowles, J. Torre-Cosío, L. Bourillon-Moreno, J.F. Márquez-Farías y G. Montemayor-López. 2005. Population genetics of the swimming crab *Callinectes bellicosus* (Brachyura : Portunidae) from the eastern Pacific Ocean. *Mar. Biol.* **146**:559-569.

Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F. Alexander y J.R. Jaeger. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **97**:14438-14443.

Riginos, C. 2005. Cryptic vicariance in Gulf of California fishes parallels vicariant patterns found in Baja California mammals and reptiles. *Evolution* **59**:2678-2690.

Riginos, C., y M.W. Nachman. 2001. Population subdivision in marine environments: The contributions of biogeography, geographical distance and discontinuous habitat to genetic differentiation in a blennioid fish, *Axoclinus nigricaudus*. *Mol. Ecol.* **10**:1439-1453.

Rocha-Olivares, A., M. Bobadilla-Jiménez, S. Ortega García, N. Saavedra-Sotelo y J.R. Sandoval-Castillo. 2006. Mitochondrial variability of dolphinfish *Coryphaena hippurus* populations in the Pacific Ocean. *Cienc. Mar.*, **32**:569-578.

Rocha-Olivares, A., J.W. Fleeger y D.W. Foltz. 2001. Decoupling of molecular and morphological evolution in deep lineages of a meiobenthic harpacticoid copepod. *Mol. Biol. Evol.* **18**:1088-1102.

Rocha-Olivares, A., R.A. Leal-Navarro, C. Kimbrell, E.A. Lynn y R.D. Vetter. 2003. Microsatellite variation in the Mexican rockfish *Sebastes macdonaldi*. *Sci. Mar.*, **67**:451-460.

Rocha-Olivares, A., y J.R. Sandoval-Castillo. 2003. Mitochondrial diversity and genetic structure in allopatric populations of Pacific red snapper *Lutjanus peru*. *Cienc. Mar.* **29**:197-209.

Sandoval-Castillo, J.R. 2005. Estructura genética en poblaciones de batoideos dentro del Golfo de California y la costa del Pacífico de la península de Baja California. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Ensenada.

Sandoval-Castillo, J.R., A. Rocha-Olivares, C. Villavicencio Garayzar y E. Balart. 2004. Cryptic isolation of Gulf of California shovelnose guitarfish evidenced by mitochondrial DNA. *Mar. Biol.* **145**:983-988.

Shulman, M.J., y E. Bermingham. 1995. Early life histories, ocean currents, and the population genetics of Caribbean reef fishes. *Evolution*, **49**:897-910.

Staton, J.L., D.W. Foltz y D.L. Felder. 2000. Genetic variation and systematic diversity in the ghost shrimp genus *Lepidophthalmus* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae). *J. Crust. Biol.* **20**:157-169.

Staton, J.L., y D.L. Felder.1995. Genetic variation in populations of the ghost shrimp genus *Callichirus* (Crustacea: Decapoda: Thalassinoidea) in the western Atlantic and Gulf of Mexico. *Bulletin Marine Science* **56**:523-536.

Steeves, T.E., D.J. Anderson y V.L. Friesen. 2005. A role for non-physical barriers to gene flow in the diversification of a highly vagile seabird, the masked booby (*Sula dactylatra*). *Mol. Ecol.* **14**:3877–3887.

Stepien, C.A., R.H. Rosenblatt y B.A. Bargmeyer. 2001. Phylogeography of the spotted sand bass, *Paralabrax maculatofasciatus*: Divergence of Gulf of California and Pacific Coast populations. *Evolution* **55**:1852-1862.

Tello-Cetina, J.A., L.A. Rodríguez-Gil y F. Rodríguez-Romero. 2005. Population genetics of the pink snail *Strombus gigas* in the Yucatan Peninsula: Implications for its management and fishery. *Cienc. Mar.* **31**:379-386.

Terry, A., G. Bucciarelli y G. Bernardi. 2000. Restricted gene flow and incipient speciation in disjunct Pacific Ocean and Sea of Cortez populations of a reef fish species, *Girella nigricans*. *Evolution*, **54**:652-659.

Trujillo-Ortiz, A., R.S. Burton, J. de la Rosa-Vélez y F. Correa-Sandoval. 1995. Genetic variation in two populations of the marine calanoid copepod *Acartia californiensis* Trinast. *Cienc. Mar.* **21**:39-58.

Van Syoc, R.J. 1994. Genetic divergence between subpopulations of the eastern Pacific goose barnacle *Pollicipes elegans*: Mitochondrial cytochrome c subunit 1 nucleotide sequences. *Mol. Mar. Biol. Biotech.* **3**:338-346.



Cuarta parte

Diversidad cultural y domesticación de la biodiversidad



16 La diversidad lingüística y el conocimiento etnobiológico

AUTOR RESPONSABLE: Alejandro de Ávila Blomberg
AUTORES DEL RECUADRO: Ausencia López Cruz • Alejandro de Ávila Blomberg
REVISORES: Brent Berlin • Alejandro Casas Fernández • Fernando Nava

Contenido

Recuadros

Apéndices

De Ávila, A. 2008. La diversidad lingüística y el conocimiento etnobiológico, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 497-556.

Resumen

Indonesia y México son países que destacan por la correlación estrecha entre su gran diversidad biológica y cultural. México se ubica en el primer lugar en el continente americano y el quinto del mundo por el número de lenguas vigentes en su territorio. Al interior del país, la distribución de la variación lingüística corresponde cercanamente con las áreas de mayor biodiversidad. El conocimiento tradicional de la naturaleza está codificado en el léxico de las lenguas que se hablan en cada región biogeográfica. En este capítulo evaluamos la amplitud de la documentación etnobiológica disponible para cada una de las 68 agrupaciones dentro de las 11 familias lingüísticas indígenas representadas en México, y para dos lenguas indoeuropeas habladas históricamente en el país. La revisión de esa literatura, incluyendo materiales inéditos, nos permite identificar lagunas y definir prioridades para la investigación en la próxima década ante la muerte inminente de varias lenguas. El aislamiento genealógico de algunos linajes lingüísticos pobremente estudiados nos ofrece un criterio adicional de prioridad.

16.1 Introducción

México es una de las áreas más diversas del planeta, tanto en términos biológicos como culturales. Es bien sabido que existe una correspondencia entre biodiversidad y variación cultural a escala global (Harmon 1995: 163; Maffi 2001, 2005; Sutherland 2003), concentrándose ambas en las latitudes tropicales, pero pocos países muestran una concordancia tan marcada como el nuestro (Toledo *et al.* 2001, véase Boege capítulo 15 del volumen II). La correlación es evidente si se contabiliza el número de lenguas habladas en cada territorio, como una forma de cuantificar la diversidad cultural. Siguiendo los criterios de clasificación del *Ethnologue* (Gordon 2005), la base de datos más extensa disponible por ahora, la suma de las lenguas vivas de México nos ubica entre los cinco países más diversos del mundo.

La nomenclatura y clasificación de los seres vivos ha sido documentada en algunas lenguas mexicanas desde el siglo XVI por investigadores indígenas como Martín de la Cruz y Juan Badiano (1552), y por estudiosos venidos de Europa como Bernardino de Sahagún (1577-1579). En los siglos subsecuentes el conocimiento indígena de la flora y de la fauna fue objeto de diversos estudios, enfocados en la mayoría de los casos en la farmacopea y en otras especies de interés comercial. En los últimos 40 años se han llevado a cabo en México algunos de los trabajos etnobiológicos más acuciosos publicados hasta ahora en la literatura internacional. El país ha sido uno de los focos de la investigación en este campo precisamente por su gran diversidad biológica y cultural, y también por abarcar la mayor parte de Mesoamérica, una de las pocas áreas en el mundo donde la domesticación de plantas y animales tuvo origen local, aportando el conjunto más diversificado de cultivos a la agricultura planetaria (Hernández Xolocotzi 1998).

A pesar de ser una de las regiones mejor estudiadas, grandes zonas geográficas y varios grupos culturales mexicanos permanecen prácticamente desconocidos para la etnobiología. En este capítulo abordamos el conocimiento tradicional de la biodiversidad tal como es codificado en las lenguas mexicanas. Reseñamos la información sobresaliente acerca de cada una de las familias lingüísticas representadas actualmente en el país para señalar necesidades apremiantes de investigación por la muerte inminente de algunas lenguas, así como prioridades para el trabajo de campo en función del aislamiento genealógico de varios linajes lingüísticos donde no parece haberse hecho a la fecha estudio etnobiológico alguno.

16.2 La diversidad lingüística de México

Tomamos como referencia el número de lenguas reportadas por el *Ethnologue* (Gordon 2005) para comparar la diversidad lingüística de México con otros países de América y otras regiones del mundo. Esta base de datos registra 291 lenguas vivas en el país, 1 008 en América y 6 912 en todo el planeta; las lenguas habladas actualmente en México representan así 28.9 y 4.2%, respectivamente, del total continental y mundial.[1] Según esta fuente, la diversidad lingüística documentada en el país es la más alta del continente y ocupa el quinto lugar global (cuadro 16.1). Al seguir los criterios de clasificación del *Ethnologue*, las lenguas mexicanas pertenecen a 11 familias lingüísticas (Fig. 16.1), entre las 61 familias y lenguas aisladas representadas en América y las 140 registradas en

Cuadro 16.1 Diversidad lingüística de México comparada con otros países

País	Lenguas	Lenguas/área	Familias	Familias/área	Familias restringidas
Papúa Nueva Guinea	820	177.17	14	3.02	8
Indonesia	737	38.98	12	0.63	7
Nigeria	510	55.21	5	0.54	1
India	415	13.11	7	0.22	2
México	**291**	**14.81**	**11 (12)**	**0.56**	**6 (7)**
Camerún	279	58.68	4	0.84	0
China	235	2.45	8	0.08	0
Australia	231	3.00	3	0.04	1
República Democrática del Congo	214	9.13	3	0.13	0
Brasil	188	2.21	19	0.22	6
Filipinas	171	54.06	3	0.95	0
Estados Unidos de América	162	1.70	18	0.19	7

Fuentes: Gordon 2005, Inali 2005, *Encyclopaedia Britannica* 2006.

Nota: este cuadro presenta la suma de lenguas y familias lingüísticas vivas en los 12 países más diversos del mundo, siguiendo los criterios de clasificación del *Ethnologue*. La segunda columna muestra el número de lenguas vigentes registradas en cada territorio. La tercera columna presenta un índice de diversidad al dividir el número de lenguas entre el área de cada país expresada en kilómetros cuadrados, multiplicando el resultado por un factor de 100 000. La cuarta columna muestra el total de familias y lenguas no afiliadas, y la quinta presenta el índice de diversidad respectivo, calculado de la misma manera que el primero. La sexta indica la cifra de familias y lenguas aisladas restringidas al país, es decir, todas aquéllas cuya distribución histórica no sobrepasa las fronteras nacionales. En el caso de México, los números entre paréntesis corresponden a la clasificación del Inali, que difiere del *Ethnologue*.

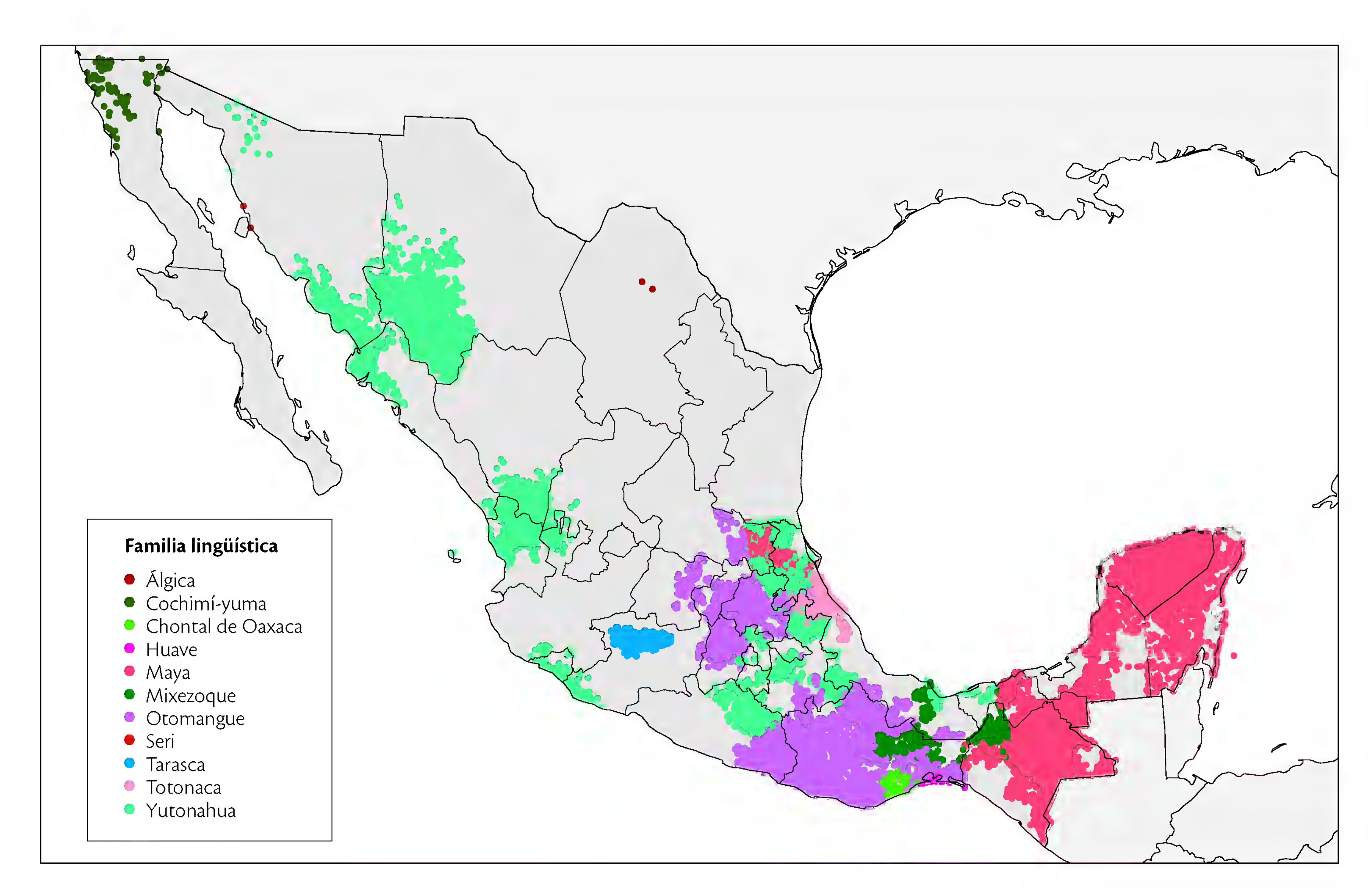


Figura 16.1 Familias lingüísticas de México (Conabio 2008). Véase el apéndice 16.1 (CD 2).

todo el mundo; los linajes lingüísticos presentes en México constituyen por lo tanto 18 y 7.9% de la suma continental y global.

De acuerdo con la misma fuente, el siguiente país en diversidad lingüística en el continente es Brasil con 188 lenguas vivas correspondientes a 19 familias, seguido por Estados Unidos con 162 lenguas y 18 familias, Perú con 93 lenguas y 20 familias, y Colombia con 80 lenguas y 20 familias. Estas cifras colocan a México en una posición excepcional a escala global al conjugar gran pluralidad lingüística, reflejo de su historia cultural compleja, con una megadiversidad biológica relacionada con la agitada historia geológica y la ubicación biogeográfica privilegiada del territorio. Según el *Ethnologue* y las estimaciones de la biodiversidad mundial, el único otro país que descuella en ambas dimensiones es Indonesia.[2] La diversidad lingüística de México y otros países americanos es especialmente notable dado que numerosas lenguas y algunas familias se extinguieron después de la invasión europea por la caída demográfica ocasionada por las epidemias y la violencia. Se ha estimado que la población indígena del centro de México, la zona mejor documentada en los archivos virreinales, disminuyó en 97% entre 1521 y 1625 (Cook y Borah 1963). En el norte del país, muchos grupos de cazadores y recolectores que hablaban lenguas desconocidas perecieron en las campañas de exterminio que emprendió la sociedad novohispana. Varias lenguas más desaparecieron con los cambios socioeconómicos y culturales impuestos por el aparato colonial y las políticas integracionistas del Estado mexicano después de la independencia.[3]

En el país, la variación lingüística presenta patrones de distribución espacial que reflejan la dinámica cultural de la época prehispánica y el periodo colonial, aunque también se relacionan con la historia natural del territorio. Hay de nuevo una correlación estrecha entre pluralidad lingüística y biodiversidad, pues los cuatro estados más variados en términos ecológicos (Oaxaca, Chiapas, Veracruz y Guerrero) se cuentan entre las cinco entidades más diversificadas lingüísticamente (cuadro 16.2). La complejidad es mayor dentro del ámbito cultural mesoamericano, delimitado de manera aproximada por las cuencas de los ríos Lerma-Santiago y Pánuco, mientras que en las áreas hacia el norte la variación lingüística es relativamente baja.

Hacia el sur, la región de Oaxaca (incluyendo las zonas adyacentes del sur de Veracruz, sur de Puebla y oriente de Guerrero) destaca como el área donde se dispara la diversidad cultural (Fig. 16.2), con una densidad de lenguas y familias comparable a las zonas más complejas del mundo, como la isla de Nueva Guinea, el extremo oriental de los Himalayas o el altiplano nigeriano y los montes de Camerún. Aunque los factores que propiciaron esta diversificación extraordinaria no son claros, procesos paralelos en la historia temprana de esas áreas, probablemente relacionados con la domesticación de plantas y una movilidad reducida, deben haber desempeñado un papel relevante. Parece significativo en este sentido que

Cuadro 16.2 Entidades con mayor diversidad lingüística en México y Centroamérica

Entidad	Lenguas	Lenguas/área	Familias	Familias/área	Familias restringidas
México	291	14.81	11 (12)	0.56	6 (7)
Oaxaca	158	168.17	6	6.39	1 (2)
Puebla	29	85.54	4	11.80	0
Chiapas	25	34.15	4	5.46	0
Veracruz	23	32.08	6	8.37	0
Guerrero	16	24.89	3	4.67	0
Guatemala	54	49.59	3	2.76	0
Panamá	14	18.66	4	5.33	0
Honduras	10	8.89	7	6.22	2
Costa Rica	9	17.61	2	3.91	0
Nicaragua	7	5.41	4	3.09	0

Fuentes: Gordon 2005, Inali 2005, *Encyclopaedia Britannica* 2006.

Nota: de manera análoga a los datos del cuadro 16.1, se presentan aquí las cifras correspondientes a los cinco estados de mayor diversidad lingüística en México y los cinco países más diversos de Centroamérica, siguiendo los criterios del *Ethnologue*.

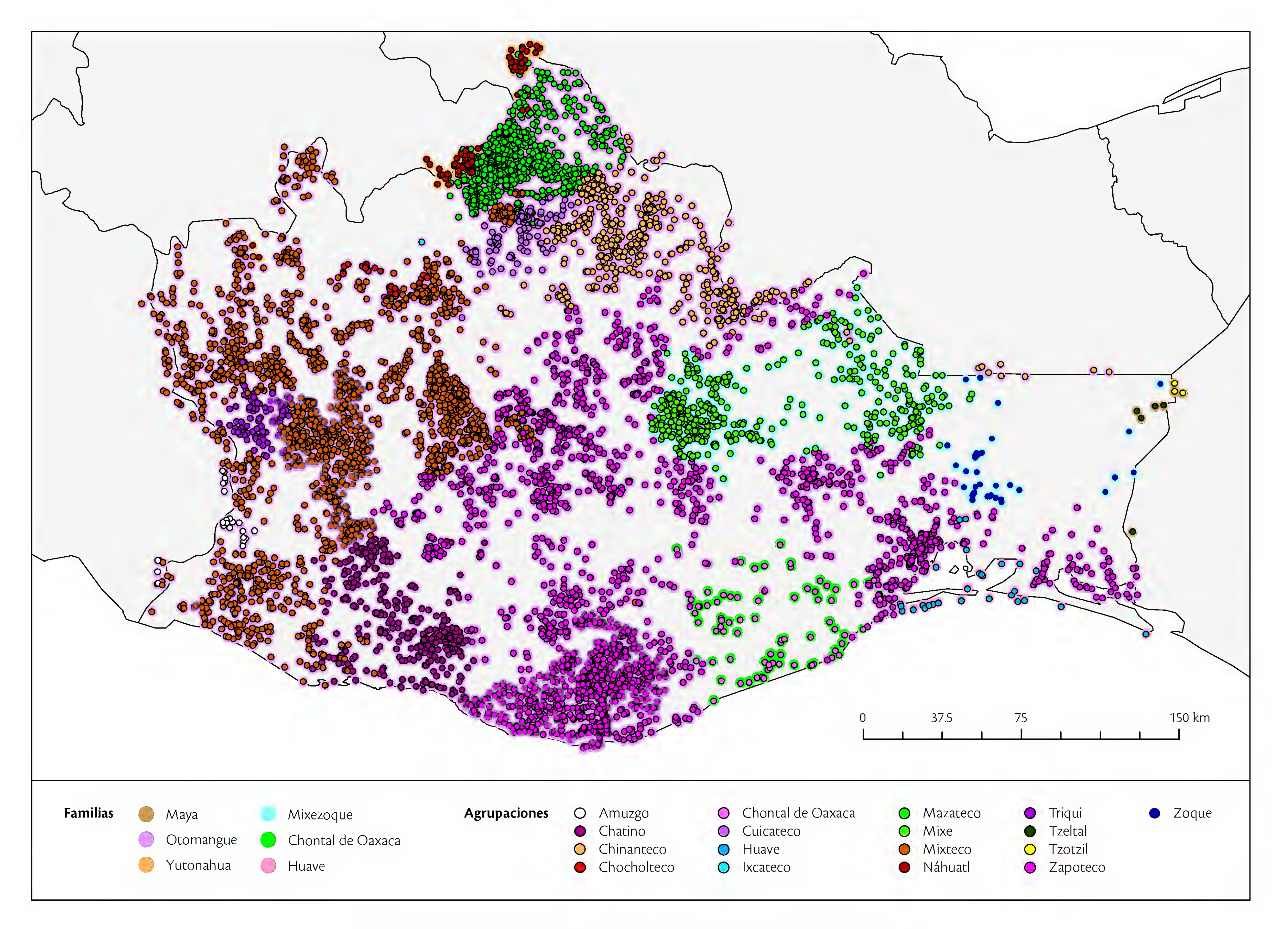


Figura 16.2 Familias y agrupaciones lingüísticas de Oaxaca (Conabio 2008).

la evidencia arqueológica más temprana de selección genética bajo cultivo conocida hasta ahora en América provenga del valle de Oaxaca y la zona de Tehuacán (Flannery 1986; Smith 1997).

El área nuclear del grupo otomangue, la familia lingüística más diversificada de México y del continente, coincide con la distribución de la Tradición Tehuacán, un complejo de rasgos arqueológicos tempranos (5000 a 2300 a. de C.) que se han encontrado desde Hidalgo y Querétaro hasta Oaxaca, y que incluyen restos de plantas domesticadas antes de que aparezcan en otras áreas de Norte y Centroamérica (Winter *et al.* 1984). A partir de estos hallazgos se ha inferido que los precursores de la agricultura hablaban proto-otomangue, y que la ramificación temprana de la familia se relaciona con la intensificación del cultivo y un consecuente crecimiento demográfico (Hopkins 1984), de la misma manera como se ha explicado la diversificación explosiva de las dos familias de lenguas más numerosas en el mundo, la del Níger-Congo (Ehret y Posnansky 1982) y la austronesia (Pawley y Ross 1993).

Hemos citado hasta aquí información del *Ethnologue*; otros autores consideran que los lingüistas que han compilado esa base de datos tienden a sobrevalorar la variación. Los criterios empleados en el *Ethnologue* para diferenciar una lengua de una variante dialectal se basan en la metodología desarrollada por investigadores del Instituto Lingüístico de Verano (ILV) para evaluar el grado de inteligibilidad entre grupos de hablantes. Generalmente toman como parteaguas 80% de comprensión oral para diferenciar dos lenguas, considerando que ese grado de divergencia dialectal es suficiente para "causar disrupción de la habilidad comunicativa". Otro criterio citado con frecuencia en el *Ethnologue* es el grado de similitud léxica, cuantificado como el porcentaje de términos donde se reconoce una semejanza fonológica y semántica en una lista estandarizada de vocabulario. Un tercer criterio para justificar la separación de variantes se refiere a la necesidad de producir materiales didácticos diferenciados para enseñar a leer y escribir la lengua a sus hablantes nativos de manera eficaz. Casad (1974) y Egland (1978) detallan la metodología empleada por los investigadores del ILV para evaluar el grado de inteligibilidad entre variantes dialectales a partir de sus experiencias en diversas zonas de México.

Las 285 lenguas indígenas orales vivas registradas por Gordon (2005) en nuestro país[4] son una cifra considerablemente menor al número de variantes lingüísticas que reconoce oficialmente el Instituto Nacional de Lenguas Indígenas (Inali). En cumplimiento del artículo 20 de la Ley General de los Derechos Lingüísticos de los Pueblos Indígenas, el Inali ha elaborado el *Catálogo de las lenguas indígenas nacionales: variantes lingüísticas de México con sus autodenominaciones y referencias geoestadísticas*, publicado en el *Diario Oficial de la Federación* el 14 de enero de 2008; dicho documento está disponible para consulta en línea (Inali 2007, 2008). Al señalar que la variación cultural del país es más compleja de lo que se ha pensado, el Inali ha resuelto catalogar la diversidad lingüística de los pueblos indígenas a partir de tres categorías: familia, agrupación y variante. Se define la familia como un conjunto de lenguas cuyas semejanzas estructurales y léxicas se deben a un origen histórico común; la agrupación se refiere al conjunto de variantes comprendidas bajo el nombre dado históricamente a un pueblo indígena. El *Catálogo* reconoce la existencia de 11 familias y 68 agrupaciones en México. La variante se define como una forma del habla que presenta diferencias estructurales y léxicas en comparación con otras variantes de la misma agrupación, y que implica para sus usuarios una determinada identidad sociolingüística, diferenciada de las identidades de los hablantes de otras. El *Catálogo* distingue 364 variantes vigentes en el país. Para efectos prácticos y jurídicos, se propone que el Estado mexicano reconozca a las variantes como lenguas: "De conformidad con el estado que guardan los estudios sobre la realidad lingüística de nuestro país y con el propósito de evitar la discriminación lingüística, el Inali considera que las variantes lingüísticas deben ser tratadas como lenguas, al menos en las áreas educativas, de la impartición y la administración de justicia, de la salud, así como en los asuntos o trámites de carácter público y en el acceso pleno a la gestión, servicios e información pública" (Inali 2007).

Como primera parte del *Catálogo*, el Inali publicó en 2005 la cartografía contemporánea de los asentamientos históricos de 58 agrupaciones lingüísticas.[5] Los 150 mapas que componen esa edición fueron elaborados a partir de los datos censales levantados por el INEGI en 2000, y se consigna en ellos las localidades donde un determinado porcentaje (variable de grupo a grupo, según la escala cartográfica) de su población habla la lengua indígena. Los mapas publicados por el Inali en 2005 no distinguen las variantes de cada agrupación; por otra parte, el *Catálogo* de 2007 solo registra las comunidades donde se habla cada variante, sin aportar datos demográficos. El *Ethnologue*, en cambio, cita estimaciones del número de hablantes de cada lengua, pero en muchos casos registra

una sola localidad donde está presente, lo cual dificulta generar una cartografía que refleje sus criterios de clasificación. El mapa que acompaña a este capítulo muestra la distribución espacial de las familias, agrupaciones y variantes reconocidas por el Inali (2007), con el fin de correlacionar los patrones geográficos de la diversidad cultural y biológica del país.

Otras fuentes utilizan criterios más restrictivos para jerarquizar la variación lingüística mesoamericana; Kaufman (1989), por ejemplo, distingue "lenguas emergentes" que comparten solo de 10 a 40% de inteligibilidad, "grupos dialectales" con 50 a 65%, "dialectos" con 65 a 80%, y "variedades" con 80 a 100% de inteligibilidad. De tomar esos criterios, la mayoría de las variantes reconocidas por el *Catálogo* del Inali (2007) y muchas de las "lenguas" enumeradas en el *Ethnologue*, incluyendo idiomas romances como el español y el portugués, serían consideradas dialectos.[6] Sin embargo, los altos índices de diversidad lingüística de México y su distribución en el país se mantienen constantes en las clasificaciones más conservadoras, como la que presenta Kaufman (2001) de las lenguas mesoamericanas.[7] Aunque no se cuenta por ahora con cifras comparativas para otras áreas del mundo siguiendo ese esquema, podemos prever que una unificación de criterios a futuro reducirá quizá el grado de variación que reconoce el *Ethnologue*, pero probablemente no alterará de manera significativa los patrones geográficos de diversidad que muestran sus datos.

16.3 La documentación etnobiológica

Si bien hemos usado los datos de Gordon (2005) para comparar la diversidad lingüística de México con la de otros países, seguimos la clasificación genealógica de las lenguas indígenas de América propuesta por Campbell (1997), adoptada por el Inali (2005, 2007). Las diferencias más significativas entre ambas fuentes se refieren a la clasificación por familias. Campbell reconoce las siguientes familias y lenguas aisladas vigentes en México (reordenadas alfabéticamente): *1*] familia álgica, *2*] familia cochimí-yuma, *3*] familia tequistlateca (chontal de Oaxaca), *4*] huave, *5*] familia maya, *6*] familia mixezoque, *7*] familia otomangue, *8*] seri, *9*] tarasco, *10*] familia totonaca y *11*] familia yutonahua.

A éstas hay que agregar la familia indoeuropea, a la que pertenece el español. El *Ethnologue* incluye las lenguas yumanas de Baja California, el seri de Sonora y las lenguas chontales de Oaxaca en la familia hokana; Campbell considera que, a falta de mejor evidencia (el léxico reconstruido hasta ahora para la supuesta lengua ancestral es limitado), la relación genética que ha sido postulada entre estas lenguas y varios linajes californianos es incierta (1997, pp. 290-296). Propone por lo tanto mantener separada a la familia cochimí-yuma, clasificar al seri como una lengua aislada y a las lenguas chontales de Oaxaca como una familia independiente, posiblemente emparentada con las lenguas jicaques (tol) de Honduras. Por otro lado, Gordon (2005) separa las lenguas tlapanecas como una familia junto con el sutiaba (lengua extinta de Nicaragua), mientras que Campbell y otros autores incluyen ambos grupos en la familia otomangue. Estas diferencias en la clasificación de las lenguas mexicanas explican las cifras entre paréntesis en los cuadros 16.1 y 16.2.

Antes de evaluar la documentación sobre el conocimiento etnobiológico de cada grupo lingüístico del país, transcribimos la denominación propia, la distribución histórica y el número de hablantes mayores de cinco años de edad registrados por el Inali (2005) con base en el Censo General de Población de 2000, junto con la información que hemos cotejado en otras fuentes. Aunque la cartografía del Inali no señala cómo se distribuyen las diferentes variantes dentro de cada agrupación lingüística, como es el caso del zapoteco, el náhuatl y otras, en el apéndice 16.1 (CD 2), que se puede visualizar con un programa de sistemas de información geográfica, ubicamos las 364 variantes vigentes en México con base en los datos geográficos del *Catálogo* del Inali (2007) y otras fuentes.

Las líneas de demarcación que muestra el mapa entre una entidad lingüística y otra deben tomarse como una aproximación tentativa a una realidad sociolingüística sumamente compleja, donde la investigación es aún insuficiente en grandes zonas. Se ha cuestionado la validez de ciertas variantes caracterizadas como lenguas distintas por el ILV (Anónimo 2005), mientras que autores como Smith Stark (2003) hacen hincapié en la falta de información acerca de muchas comunidades donde pueden estar presentes lenguas bien diferenciadas no reconocidas hasta ahora. A pesar de que los datos disponibles son limitados, el ejercicio cartográfico adjunto puede servir como guía para identificar áreas culturalmente divergentes donde el conocimiento etnobiológico no ha sido documentado de manera adecuada. La diferenciación léxica que permite solo 80% de inteligibilidad entre variantes, uno de los criterios del *Ethnologue* para distinguir lenguas de dialectos, puede implicar un vocabulario bastante disímil para codificar el conocimiento de los seres vivos.

Al citar los estudios etnobiológicos que conocemos para cada grupo, nos centramos en los trabajos más amplios en su temática y más rigurosos en su metodología lingüística y taxonómica. Las investigaciones lexicográficas forman parte de esta revisión porque el saber etnobiológico está cifrado en la lengua vernácula y su medio principal de transmisión es el habla cotidiana de cada comunidad. Sin embargo, también incluimos estudios acerca de otras formas de expresión del conocimiento de la naturaleza, como las artes plásticas, la danza y la música, en las pocas ocasiones que han sido documentadas. Nos referimos de manera reiterada a los diccionarios porque en muchos casos son la única fuente de datos generales acerca del conocimiento de plantas, animales y hongos.

No abordamos los estudios acerca de los usos tradicionales de la biodiversidad, que serán cubiertos en otra sección del *Capital natural de México*, ni las investigaciones cuyo enfoque central es la etnobiología histórica, la agricultura indígena, la medicina tradicional o la etnoecología (Toledo 1992, 2002); referimos a los lectores interesados en esos temas a la base de datos bibliográficos del *Atlas etnoecológico* recopilado por Toledo *et al.* (2001) y a la *Biblioteca de la medicina tradicional* publicada por el Instituto Nacional Indigenista (INI 1994). Tampoco incluimos en esta reseña los trabajos etnobiológicos acerca de una sola especie o un grupo taxonómico reducido, que en el caso de las plantas pueden ser consultados en la Base de datos etnobotánicos de plantas mexicanas (Badeplam) del Jardín Botánico de la UNAM (Caballero y Cortés 2001). La revisión exhaustiva de toda la literatura para cada grupo cultural rebasa los fines de esta publicación; si bien no pretendemos ofrecer una evaluación definitiva, consideramos que las grandes lagunas de información, evidentes a primera vista, y la agonía de algunas lenguas nos permiten proponer prioridades inmediatas de investigación.

I Familia álgica

Pertenece a esta familia la lengua kikapú (forma castellanizada de **kikaapoa**, "los que andan por la tierra", de acuerdo con el Inali, 2005), hablada según el censo de 2000 por 138 personas mayores de cinco años, de las cuales 95 viven en el nacimiento del río Sabinas en Coahuila, un área con vegetación riparia rodeada por matorral xerófito del desierto chihuahuense.[8] Campbell (1997) la clasifica en el grupo fox de la rama algonquina; además de ésta, la familia comprende las lenguas ritwan del norte de California. La distribución histórica de la rama algonquina, que incluye para dicho autor 21 lenguas vivas y seis extintas, abarca de la costa atlántica a las grandes planicies de EUA y el sur de Canadá. La gente kikapú habitaba originalmente el actual estado de Wisconsin, al sur de los Grandes Lagos; desde el siglo XIX, la mayor parte de los hablantes de esta lengua viven en Oklahoma, Kansas y Texas. El *Ethnologue* registra 539 personas en EUA según el censo de 1990. Salvo el trabajo etnobotánico de Latorre y Latorre (1977), junto con los escasos datos incluidos en el estudio lingüístico de Moctezuma (1982) y el vocabulario de Voorhis (1988), no conocemos investigaciones etnobiológicas acerca de este grupo en ninguno de los dos países. Su ocupación reciente de un ecosistema radicalmente distinto de su hábitat ancestral representa una oportunidad interesante para estudiar los cambios en el sistema de conocimiento de la naturaleza en una comunidad reubicada. La vitalidad de la lengua en México, donde se reporta que es hablada por grupos de todas las edades no obstante el tamaño reducido de la población, abre la posibilidad de investigaciones a largo plazo.

II Familia cochimí-yuma

A esta familia pertenecen las lenguas cucapá, kiliwa, kumiai y paipai habladas en el norte de Baja California y el extremo noroeste de Sonora. La extinta lengua cochimí se habló al sur de éstas; aunque se conservan pocos materiales, no hay duda de su parentesco con ellas. Campbell (1997) divide las lenguas yumanas propiamente en cuatro subgrupos: *1*] el pai, que incluye tres lenguas de las tierras altas de Arizona junto con el paipai; *2*] el ribereño, que comprende cuatro lenguas de la cuenca baja del río Colorado en Arizona y California; *3*] el delta-californiano, donde se ubican el cucapá y las lenguas diegueñas: 'iipay, tiipay y kumiai, y por último, *4*] el kiliwa.[9]

II.1 *Paipai*. El Inali (2005) registra 201 hablantes de esta lengua, 57 de ellos en Santa Catarina, la única comunidad registrada en su hábitat histórico. Según la misma fuente, se nombran a sí mismos **jaspuy pai**, "personas no lavadas, no bautizadas"; Campbell (1997) anota la designación **akwa'ala**. Santa Catarina, cerca de la costa del Pacífico en el área central del estado de Baja California, parece ser actualmente la localidad con el mayor número de hablantes de una lengua yumana en México. Toledo *et al.* (2001: ficha 244) citan una tesis inédita que compara el conocimiento etnobotánico paipai y kumiai.[10] Salvo el trabajo de Owen (1963) sobre la medicina tradicional

en Santa Catarina y los pocos datos léxicos en la tesis doctoral inédita de Joël (1966) acerca de la fonología y morfología de la lengua, y en la narrativa recogida por la misma autora en torno a la recolección de alimentos (1976), no conocemos investigación alguna que aporte información etnobiológica sobre este grupo, el más sureño que sobrevive en la península, de acuerdo con la cartografía del Inali (2005); es un caso prioritario para investigación, como las otras lenguas de esta familia.

II.2.1 *Cucapá.* El Inali (2005) reporta 178 hablantes mayores de cinco años (quienes se nombran a sí mismos **koipai**, "los que van y regresan", y **kuapac**, "el que viene, el que llega"); 85 de ellos viven en cinco localidades dentro del área ocupada históricamente por el grupo en el delta del río Colorado en el noreste de Baja California y el noroeste de Sonora, donde antiguamente practicaban un sistema intensivo de producción de alimentos aprovechando las avenidas periódicas del río. El Ethnologue cita 150 hablantes de "cocopa" en EUA en 1994. Los únicos datos etnobiológicos que conocemos en esta lengua son los términos para plantas y animales consignados en el diccionario de Crawford (1989). Es prioritario documentar el conocimiento tradicional de éste y los demás grupos yumanos, dado el número reducido de hablantes y la presión que enfrentan para abandonar su lengua al vivir cerca de la frontera binacional.

II.2.2 *Kumiai.* El Inali (2005) registra 243 hablantes, 111 de los cuales viven en tres localidades dentro del área ocupada históricamente en el norte de Baja California. El nombre del grupo parece provenir de otra lengua yumana, y significaría "los de los altos"; la autodenominación es **tipai**, "gente". Al norte de la frontera, el Ethnologue reporta 75 hablantes de kumiai en la zona al oriente de San Diego, California, en 1994. El cuidado intensivo de plantas silvestres practicado antiguamente por este grupo (identificado como **kumeyaay**) es un caso paradigmático en el modelo de Smith (2001) para elucidar el desarrollo de la producción de alimentos en diversas zonas del mundo. Se han publicado algunos datos etnobotánicos (Shipek 1991) y un vocabulario (Couro y Hutcheson 1973) de las lenguas **tiipay** e **'iipay** del extremo sur de California, cercanamente emparentadas con el kumiai, pero no hemos encontrado documentación alguna sobre el conocimiento etnobiológico del grupo mexicano. Toledo *et al.* (2001: ficha 243) citan una tesis inédita que compara la etnobotánica kumiai y paipai. Además de que su estudio es prioritario por razones ya expuestas para otras lenguas yumanas, la ubicación de los kumiai en el extremo noroccidental de la península los sitúa de lleno en la provincia californiana, de clima mediterráneo, y las especies con las que han convivido, en particular las plantas, muestran menor afinidad biogeográfica y fenológica con la flora que le es familiar a las demás comunidades indígenas mexicanas.

El *Catálogo* del Inali (2007) registra al **ku'ahl** como una agrupación lingüística distinta del kumiai, ubicando a sus hablantes en cuatro comunidades del municipio de Ensenada, donde conviven con hablantes de paipai; el kumiai no está presente en esas localidades, de acuerdo con la misma fuente. Según el *Ethnologue*, **ku'ahl** es un sinónimo o una variante dialectal del kumiai, también denominado diegueño. Esperamos que investigaciones futuras esclarezcan el estatus de esta lengua, sobre la cual no hemos encontrado información etnobiológica.

II.3 *Kiliwa.* Aunque el Inali (2005), citando el censo de 2000, reporta 52 hablantes, cinco de los cuales viven en el territorio histórico del grupo en el norte de Baja California, otras fuentes indican que las personas que conocen el kiliwa como lengua materna no llegan a diez, y todos son de edad avanzada. Llaman a su lengua **ko'lew**. El hábitat ancestral del grupo, como el de los kumiai y paipai, abarcaba matorrales xerófitos, encinares y bosques de coníferas entre la provincia biogeográfica californiana y el desierto sonorense. Antiguamente los tres pueblos subsistían de la recolección y la caza. La información etnobiológica que conocemos sobre el grupo se reduce a los nombres de plantas y animales recogidos por Mixco (1985, 1996, 2000) en su investigación lingüística, junto con los datos etnográficos que aporta Ochoa (1978). El kiliwa es considerado actualmente la lengua más amenazada de extinción en México (junto con el ayapaneco, de la familia mixezoque), y la documentación del conocimiento tradicional de este grupo es de la más alta prioridad.

III Familia chontal de Oaxaca

La designación 'chontal' (del náhuatl **chontalli**, "forastero"), como 'popoloca/popoluca', causa confusión porque designa a grupos geográficamente distantes que hablan lenguas no emparentadas: el chontal de Tabasco forma parte de la familia maya, mientras que las afinidades genéticas de las lenguas chontales de Oaxaca son tema de debate. Campbell (1997) distingue tres de ellas: la que se habla en San Pedro Huamelula, Santiago Astata y comunidades vecinas de la costa en la porción occidental del

distrito de Tehuantepec; la que se habla en San José Chiltepec, San Matías Petacaltepec y otros pueblos de la sierra en la zona suroriental del distrito de Yautepec, y la que se habló en Magdalena Tequisistlán, al noroeste de Tehuantepec, que se extinguió el siglo pasado.[11] El Inali (2005), con base en el censo de 2000, reporta 4 959 hablantes de chontal de Oaxaca, 2 583 de los cuales viven en 35 localidades dentro del área ocupada históricamente; dicha fuente agrupa de modo indistinto las dos lenguas vigentes, mientras que el *Catálogo* del Inali (2007) reconoce tres variantes con sus correspondientes autodenominaciones: chontal alto (**tsame**) hablado en Mecaltepec, Petacaltepec y comunidades aledañas; chontal bajo (**tsome**) en Acaltepec, Chontecomatlán y Teipan, y chontal de la costa (**lajltyaygi**) hablado en Huamelula y municipios vecinos.

El *Ethnologue*, citando el censo de 1990, registra 950 hablantes del chontal de la costa, y 3 600 hablantes del chontal de la sierra; no cuantifica los grados de inteligibilidad entre ambas, pero otros autores mencionan que las posibilidades de intercomunicación son tan limitadas que la gente recurre al español. La primera solo es hablada por personas mayores y es prioritario documentar su léxico etnobiológico antes que desaparezca. Se ha hecho poca investigación biológica en la región chontal, si bien se considera un área de interés por su alto endemismo florístico, con un gradiente amplio de bosque mesófilo de montaña, pinares y encinares en la sierra a bosques tropicales caducifolios y vegetación costera en la zona baja.

De Ávila (2004) reseñó la información disponible acerca del conocimiento de la naturaleza en estas lenguas. El vocabulario trilingüe chontal-español-inglés recopilado por Turner y Turner (1971) en San Matías Petacaltepec es la fuente más importante que conocemos para documentar el léxico etnobiológico en esta familia. Los autores recogieron decenas de nombres de animales y plantas, anotando sus equivalencias en español e inglés, a falta de binomios científicos. Waterhouse (1967) registró unos cuantos términos en la lengua de Huamelula, para la cual O'Connor (2008) ha preparado un vocabulario etnobotánico con glosas breves descriptivas en español. Al comparar los términos para plantas recogidos por Turner y Turner y por O'Connor, llama la atención la baja frecuencia de cognados, es decir, vocablos derivados de una misma raíz del proto-chontal. Es prioritario ampliar la documentación etnobiológica de ambas lenguas debido a su aislamiento genealógico y por el número descendente de hablantes, sobre todo en la costa. Un factor adicional de interés para estudiar la clasificación tradicional de plantas y animales en esta familia es el hecho de que presenta la morfología nominal más compleja dentro de la región de mayor variación lingüística en México, y su sistema de categorización parece ser marcadamente distinto al de las lenguas otomangues que la rodean.

IV Huave

Las comunidades huaves o "mareñas" ocupan una estrecha franja en torno a las grandes lagunas costeras de la costa del Pacífico en el Istmo de Tehuantepec. La denominación 'huave' proviene del zapoteco istmeño y tiene connotaciones peyorativas; la gente de San Mateo se llama a sí misma **ikoots**, "nos (como complemento de un verbo)", y a su lengua **ombeayiüts**, "nuestra lengua", la cual no parece tener parentesco demostrable con grupo alguno dentro o fuera de Mesoamérica (Campbell, 1997). El Inali (2005) registra 14 224 hablantes; 12 435 residen en 19 localidades dentro de su hábitat histórico. El *Ethnologue* distingue cuatro lenguas huaves, que corresponden a las cuatro cabeceras (San Dionisio del Mar, San Francisco del Mar, San Mateo del Mar y Santa María del Mar), con una población total estimada entre 16 500 y 18 500 hablantes en la década de 1990. Las variantes de Santa María y San Francisco son las más reducidas en población, con 500 y 900 hablantes, respectivamente; la variante de San Mateo, en cambio, es la lengua materna para 12 000 personas. La misma fuente estima grados de inteligibilidad que varían de 98% entre San Dionisio y Santa María, a 38% entre San Francisco y San Mateo. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce solo dos variantes, el huave del oeste (**ombeayiüts**) hablado en San Mateo y Santa María, y el huave del este (**ombeyajts**) en San Dionisio y San Francisco. Las comunidades huaves, marginadas por la expansión de los pueblos zapotecos, habitan un área muy reducida cubierta originalmente por bosque tropical caducifolio y bosque espinoso, palmares de *Sabal*, humedales, manglares y dunas costeras. Su orientación económica y cultural hacia los recursos marinos los distingue de los demás grupos indígenas mesoamericanos contemporáneos.

De Ávila (2004) reseñó la documentación etnobiológica de estas lenguas. Cardona (1979) analiza la clasificación y nomenclatura huave de los peces y las plantas, y presenta una lista de especies de ambos. El diccionario compilado por Stairs y Scharfe de Stairs (1981) incluye un extenso apéndice sobre flora y fauna, con cientos de nombres en huave, latín y español. Como en otros diccionarios publicados por el Instituto Lingüístico de Verano,

varias de las determinaciones taxonómicas son problemáticas. El trabajo etnobotánico de Zizumbo y Colunga García Marín (1982), en cambio, presenta identificaciones científicas confiables, respaldadas con ejemplares de herbario, pero algunas de sus transcripciones de la lengua son dudosas. Las tres investigaciones fueron realizadas en San Mateo del Mar; conocemos pocos datos etnobiológicos de las otras variantes dialectales. Un estudio más amplio de las otras comunidades **ikoots**, que es urgente en el caso de Santa María y San Francisco donde la lengua probablemente desaparecerá en las próximas décadas, ofrecerá la oportunidad de correlacionar la historia cultural del grupo a lo largo de los últimos 400 años[12] con la trayectoria de su sistema de conocimiento biológico. La variación dialectal de las cuatro comunidades vecinas, que comparten un ambiente relativamente homogéneo en términos ecológicos, permite plantear esa posibilidad si se reconstruye con mayor detalle la nomenclatura biológica del proto-huave y se rastrea la secuencia de cambios en cada variante.

V Familia maya

Diversos autores han propuesto que las lenguas mayas tienen un parentesco remoto con las lenguas mixezoques, las totonacas, y aun con el huave, y han denominado "macro-maya" a esa afiliación. Campbell (1997: 324) cree que en el futuro se demostrará que las lenguas mayas y mixezoques efectivamente están emparentadas, pero tal demostración requerirá trabajo más cuidadoso y detallado que las comparaciones léxicas presentadas hasta ahora. Considera posible que las lenguas totonacas también formen parte de esa agrupación más amplia, pero excluye de manera definitiva al huave. Dentro de la familia maya propiamente, Campbell (1997: 163) clasifica 30 lenguas vivas y dos extintas. La diversificación interna de la familia comenzó hace aproximadamente 4 200 años,[13] al separarse la rama que daría origen a las lenguas huastecas, habladas hoy día al oriente de San Luis Potosí y norte de Veracruz, y al chicomucelteco, lengua del sureste de la depresión central de Chiapas que se extinguió a principios del siglo XX. Las lenguas huastecas son así las más divergentes de la familia hoy día. Unos 1 000 años después se desprendería la rama yucateca, que originó dos grupos: corresponden al primero el maya yucateco y el lacandón, y al segundo el itzá y el mopán, hablados en el Petén en Guatemala y Belice.

El resto de la familia, las lenguas mayas "nucleares", se diferenció en dos grandes ramas (Kaufman 2001: 81-82): la occidental dio origen al linaje chol-tzeltal y al kanjobal-chuj, y la rama oriental al grupo quiché-kekchí y al mam-ixil. Gordon (2005) enumera 69 lenguas mayas; según los criterios de clasificación del *Ethnologue*, la familia es la tercera más diversificada en el continente americano, rebasada solo por las lenguas otomangues de México y las lenguas tupís de Sudamérica. A partir de los años sesenta, Kaufman y sus colaboradores han documentado de manera sistemática las lenguas mayas vivas y los materiales históricos sobre esta familia para compilar un diccionario etimológico (Kaufman y Justeson 2003) que incluye una cantidad considerable de nombres de animales, plantas y hongos, identificados mediante sus nombres vernáculos en español; esa base de datos ofrece la única información etnobiológica que hemos encontrado para algunos miembros de la familia.

V.1 *Lenguas huastecas.* Kaufman (2001: 81) calcula que el proto-huasteco se separó hace unos nueve siglos del linaje que daría origen al chicomucelteco. Los hablantes de huasteco se nombran a sí mismos **tének**, "los que viven en el campo" según el Inali (2005), que registra 150 257 personas con base en el censo de 2000; 124 089 de ellas viven en 541 localidades cartografiadas en dicha publicación. La misma fuente reporta que el grupo mayor de hablantes que han emigrado se ubica en el Estado de México. El *Ethnologue* distingue tres lenguas huastecas: *1*] la que se habla en Aquismón, Tanlajás y otros municipios de San Luis Potosí, con 70 000 hablantes; *2*] la lengua de Tantoyuca y los municipios vecinos en el noroeste de Veracruz, con 50 000 personas, y *3*] la que se habla en la sierra Otontepec, en las comunidades de Chontla, Tantima, Tancoco y otras en el noreste de Veracruz, con 1 749 personas (recuentos censales de 1990). El Inali (2007) reconoce las mismas variantes que el *Ethnologue* y las designa como huasteco del occidente, huasteco del centro y huasteco del oriente. Kaufman (2001: 81) estima que la variación interna del huasteco representa solo 300 años de divergencia. La mayor parte del área originalmente estaba cubierta por bosques tropicales perennifolios y subcaducifolios, y encinares tropicales; algunas comunidades huastecas en San Luis Potosí se asientan en la franja de bosques mesófilos de montaña de la Sierra Madre Oriental.

Brown (1972) publicó un estudio breve acerca de la taxonomía huasteca de las plantas. En los años ochenta, Alcorn realizó investigaciones acerca del conocimiento y manejo de la vegetación en comunidades **tének** cercanas a Tancanhuitz, SLP, y preparó un libro voluminoso

(Alcorn 1984) que es uno de los trabajos más detallados y profundos de la literatura etnobotánica mundial. Su obra esclarece las relaciones entre la botánica vernácula, el conocimiento tradicional de los procesos ecológicos y las prácticas productivas para el autoconsumo y el mercado externo. Ochoa (1998) ha estudiado la nomenclatura de las plantas en el huasteco del norte de Veracruz. En contraste con la amplia documentación etnobotánica, no hemos encontrado información acerca del conocimiento de hongos y animales en estas lenguas, salvo los datos que aportan Kaufman y Justeson (2003) de las tres zonas. Larsen (1955) recopiló un vocabulario del huasteco de San Luis Potosí. Es prioritario documentar en mayor detalle la variante oriental, que parece ser la más divergente y es la que tiene menos hablantes.

V.2.1 *Maya yucateco*. En correspondencia con la relativa uniformidad geológica y ecológica de la península de Yucatán, el maya (**maaya t'aan** en la propia lengua) es el grupo indígena mayoritario que presenta menor variación dialectal en México, pese a que el número de hablantes se aproxima a un millón: el Inali (2005) registra 800 291, de los cuales 769 711 residen en las 1 108 localidades marcadas en sus mapas. El Ethnologue distingue dos variantes: 1] la que hablan 40 000 personas (censo de 1990) en la zona central de Quintana Roo, que corresponde al área ocupada por los **cruzoob**, desplazados por las guerras de castas en el siglo XIX, y 2] la que se habla en el resto de la península. El Inali (2007) reconoce una sola forma de la lengua. Los mayas ocupan todo el gradiente latitudinal de vegetación de la subprovincia biogeográfica yucateca, progresivamente más árida conforme se avanza del suroriente al norponiente.

El conocimiento etnobiológico maya es el caso mejor documentado entre las lenguas mesoamericanas, incluyendo un corpus considerable de materiales coloniales y del siglo XIX. Las investigaciones contemporáneas parten del trabajo pionero de Roys (1931), retomado por Barrera Marín (1976) y otros autores. Posteriormente se inicia la publicación de la serie *Etnoflora yucatanense*, dedicada en parte a la etnobotánica maya, primero en el Inireb (Sosa *et al.* 1985) y después en la Universidad Autónoma de Yucatán (Arellano *et al.* 1992). De manera paralela, se han publicado varios estudios acerca de la etnozoología (Mandujano y Rico-Gray 1991; Hovey y Rissolo 1999, entre otros) y etnomicología (Mata 1987) de la península. En la zona oriental, Eugene F. Anderson y sus colaboradores (Anderson *et al.* 2005; Anderson y Medina 2005) han realizado investigaciones extensas sobre el conocimiento de las plantas y los animales en las comunidades mayas de Quintana Roo, que son más conservadoras en términos culturales. El *Atlas* de Toledo *et al.* (2001) cita cerca de 600 estudios relacionados con la etnoecología maya, superando con mucho el número de trabajos acerca de cualquier otro grupo indígena de México y Centroamérica. Se cuenta además con varias compilaciones y estudios del léxico peninsular contemporáneo en general; el más reciente que conocemos es el diccionario de Bricker, Po'ot y Dzul (1998). La revisión de esta literatura voluminosa sobrepasa los objetivos de este capítulo, pero podemos destacar que los estudios minuciosos de las últimas décadas evidencian la sofisticación del conocimiento taxonómico y ecológico de una sociedad indígena, y ponen en perspectiva la falta de investigaciones etnobiológicas más profundas entre otros grupos culturales del país.

V.2.2 *Lacandón*. El Inali (2005) reporta 635 hablantes de esta lengua, de los cuales 562 viven en siete localidades en su territorio histórico en el noreste de Chiapas. Llaman a su lengua **maya** y **hach t'aan**, y se nombran a sí mismos **hach winik**, "hombres verdaderos". Habitan un área cubierta todavía en su mayor parte por bosque tropical perennifolio. Diversos trabajos documentan el conocimiento lacandón de las plantas (Durán 1999), las especies medicinales (Kashanipour y McGee 2004), los mamíferos (March 1987), los reptiles (Góngora 1987), los hongos (Ruán-Soto *et al.*, en prensa) y el entorno natural en general (Marion 1991). El estudio para la creación de un área protegida en Nahá (INE 1996) incluye listas de varios vertebrados y algunas plantas con nombres en maya lacandón y en latín. Boot (1997) ha recopilado un vocabulario del dialecto de Naja' (Nahá) con base en un estudio gramatical de 1968. La información disponible es limitada aún, y el grupo merece investigaciones más amplias. El análisis comparativo de los lacandones y los mayas peninsulares, sus parientes lingüísticos cercanos (Kaufman [2001: 81] estima en 500 años la divergencia entre ambas lenguas), arrojará luces sobre la historia del sistema de conocimiento etnobiológico de los segundos, el mejor documentado en Mesoamérica, pero el estudio de la comunidad lacandona es de gran interés intrínseco por tratarse de la sociedad indígena menos afectada por la cultura europea en el país, al haber permanecido aislada en la selva hasta mediados del siglo XX.

V.3.1.1 *Lenguas choles*. El linaje chol-tzeltal se bifurcó consecutivamente, dando origen la primera línea a las

lenguas choles y el chontal de Tabasco, y a dos lenguas guatemaltecas, el ch'orti' y el extinto cholti (Campbell, 1997: 163). Kaufman (2001: 81) estima que la variación interna del chol-tzeltal representa unos 19 siglos de divergencia, mientras que las diferencias dentro del grupo chol-choltí son del orden de 14 siglos. Las lenguas choles se distribuyen en el norte de Chiapas y en comunidades vecinas de Tabasco: el Inali (2005) registra 161 766 hablantes, de los cuales 144 153 habitan en localidades dentro del área ocupada históricamente por el grupo. El nombre con el que se les conoce parece derivar de **ch'ol**, "milpa"; la lengua es designada **lak ty'añ**, "nuestra lengua". El *Ethnologue* distingue dos variantes, el chol de Tila con 43 870 hablantes en 2000, y el chol de Tumbalá y Sabanilla con 90 000 hablantes en 1992. Según los lingüistas del ILV, la primera muestra 82% de inteligibilidad de la segunda. El *Catálogo* del Inali (2007) también reconoce dos variantes, que designa **ch'ol** del noroeste y **ch'ol** del sureste. Los pueblos choles están asentados en un área originalmente cubierta por bosques tropicales perennifolios y bosque mesófilo de montaña. No hemos encontrado información etnobiológica en estas lenguas salvo los datos que aparecen en los vocabularios de Tila (Schumann 1973) y de Tumbalá (Aulie y Aulie 1998), la recopilación de Montejo *et al.* (2001) y los materiales de Kaufman y Justeson (2003). El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: ficha 1961) cita una tesis acerca de etnobotánica médica chol en el municipio de Palenque. En general, es sorprendente la parvedad de investigaciones etnográficas y lingüísticas sobre este grupo, dada su importancia demográfica y cultural. El chol y sus parientes son particularmente relevantes para los estudios epigráficos porque las inscripciones mayas de la región sureña durante el periodo clásico, que constituyen el cuerpo más copioso de textos y el sistema más refinado de escritura de la América antigua, corresponden a una lengua de esta agrupación.

V.3.1.2 *Chontal de Tabasco.* El Inali (2005) registra 38 570 hablantes de esta lengua, 26 620 de ellos en 118 localidades dentro de la distribución histórica del grupo en el centro de Tabasco. Llaman a su lengua **yokot'an**, "lengua verdadera", y a sí mismos **yokot'ano'**, "hablantes de lengua verdadera". Según el *Ethnologue*, hay variación dialectal considerable entre Tamulté de las Sabanas, Buena Vista, Miramar y San Carlos Macuspana; reporta grados de inteligibilidad de 80 a 94% de esta última por parte de los hablantes de otras variantes. El *Catálogo* del Inali (2007) distingue de la misma manera cuatro variantes, que denomina chontal central, del este, del sureste y del norte. Las comunidades chontales ocupan un área de grandes humedales tropicales. Los únicos datos acerca del conocimiento tradicional del medio ambiente que hemos encontrado para este grupo los aportan el estudio etnoecológico de Vásquez-Dávila (2001) y los trabajos lingüísticos de Pérez-González (1985) y Keller y Luciano (1997), junto con los términos recopilados por Kaufman y Justeson (2003). Montoya *et al.* (2003) han reunido una extensa base de datos léxicos. El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: fichas 8 y 33) cita una tesis inédita acerca del conocimiento y manejo de los palmares, y otra sobre las plantas medicinales. Además de su interés especial como miembros del linaje chol para dilucidar la historia maya, los pueblos chontales llaman la atención por su adaptación cultural a terrenos inundables y el desarrollo de prácticas agrícolas con rendimientos extraordinarios.

V.3.2.1 *Lenguas tzeltales.* En la clasificación propuesta por Campbell (1997), el tzeltal y el tzotzil son los únicos integrantes del grupo tzeltal dentro del linaje chol-tzeltal. El Inali (2005) reporta 284 826 hablantes de lenguas tzeltales, de los cuales 249 843 viven en las 807 localidades registradas en sus mapas dentro de la distribución histórica del grupo en la región central y nororiental de Chiapas; un número considerable de familias han migrado a otras zonas del estado. El *Ethnologue* distingue dos variantes: el tzeltal de Oxchuc, hablado en la zona alta por 90 000 personas (estimación de 2000), y el tzeltal de Bachajón, hablado en la zona baja por 100 000 personas (estimación de 1993). El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce cuatro variantes, que designa tzeltal del occidente, del norte, del oriente y del sur. Como otros grupos, los tzeltales llaman a su lengua "palabra verdadera", **bats'il k'op**, y a sí mismos "hombres verdaderos", **bats'il winik**. Su territorio incluye áreas originalmente cubiertas por bosques de pino y encino y bosques mesófilos de montaña; hacia el sur, algunas comunidades ocupan tierras en la cuenca alta del Grijalva donde la vegetación natural fue bosque tropical caducifolio. En el último siglo, los tzeltales han colonizado áreas extensas de bosque tropical perennifolio hacia el noreste de su hábitat histórico en Los Altos de Chiapas.

Berlin *et al.* (1974) estudiaron el conocimiento de las plantas en la comunidad de Tenejapa en la zona alta; la monografía resultante marcó un parteaguas en la literatura etnobiológica internacional por la fidelidad con que fue recabada la información en la lengua indígena, respaldando cada nombre tzeltal con ejemplares de herba-

rio. El estudio contribuyó de manera decisiva a la formulación teórica de los principios de categorización que de acuerdo con lo propuesto por Berlin (1992) rigen los sistemas de conocimiento tradicional de los seres vivos en todo el mundo. Recientemente, el autor ha hecho un análisis de la experiencia etnobotánica de una sola persona, Alonso Méndez Ton, su colaborador principal (Berlin y Berlin 1997; Berlin 1999), que se publicará próximamente en español. A raíz del trabajo pionero de Berlin y sus colegas, otros investigadores han documentado los saberes acerca de los animales (Hunn 1977), los hongos (Shepard y Arora 1992; Lampman 2004), la adquisición del conocimiento entre los niños (Stross 1973; Zarger y Stepp 2004), y otros aspectos de la etnobiología tzeltal de la zona alta. La investigación de Hunn es notable por su amplia cobertura taxonómica, incluyendo todos los invertebrados conocidos en Tenejapa, organismos pocas veces considerados en los estudios etnozoológicos. En cambio, para las variantes de la zona baja la única fuente que hemos encontrado es el diccionario de Bachajón (Slocum *et al.* 1999).

La información ahora disponible acerca de la zona alta es comparable en profundidad con la literatura etnobiológica yucateca. A diferencia del maya peninsular, la variación dialectal tzeltal y la heterogeneidad ecológica de su territorio ofrecen oportunidades para trabajos comparativos a futuro que permitan abordar otras interrogantes teóricas relacionadas con la evolución de los sistemas de conocimiento y su respuesta ante cambios sociales drásticos, como la incorporación de las comunidades a la economía de mercado. La experiencia reciente de los pueblos tzeltales, junto con sus vecinos tzotziles, choles y tojolabales, puede ayudar a esclarecer estas preguntas dada la intensidad de las transformaciones propiciadas por la expansión del café y la ganaderización de las tierras bajas tropicales, sin que decaiga su vigorosa resistencia cultural y política.

V.3.2.2 *Lenguas tzotziles.* El Inali (2005) registra 297 561 personas, 244 183 de ellas en las 595 localidades marcadas en sus mapas dentro de la distribución histórica del grupo en el centro y norte de Chiapas; como en el caso tzeltal, muchos hablantes han migrado a otras zonas del estado y a entidades vecinas. El *Ethnologue* distingue seis variantes: *1*] tzotzil de Chamula, hablado por 130 000 personas; *2*] tzotzil de Chenalhó, 35 000 personas; *3*] tzotzil de Venustiano Carranza (San Bartolomé de los Llanos), 4 226 personas; *4*] tzotzil de San Andrés Larráinzar (Sakamchén), 50 000 personas; *5*] tzotzil de Huixtán, 20 000 personas, y *6*] tzotzil de Zinacantán, 25 000 personas (datos demográficos de 1990). La misma fuente estima 66% de inteligibilidad entre la lengua de San Bartolomé y la de Chenalhó, y grados más bajos aún entre la primera y otras variantes. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce siete variantes, que enumeramos y ubicamos en el mapa adjunto a este capítulo. Como los tzeltales, los hablantes de tzotzil llaman a su lengua "la palabra verdadera", **bats'i k'op**, y a sí mismos "los hombres verdaderos", **bats'i vinik**. La mayoría de las comunidades se ubican en zonas cubiertas originalmente por bosques de pino y encino; algunos asentamientos hacia el sur y hacia el norte ocupan áreas que corresponden a bosques tropicales caducifolios y bosques mesófilos de montaña, respectivamente.

La documentación etnobiológica de las comunidades tzotziles es limitada en comparación con sus vecinos tzeltales. La investigación más profunda que conocemos fue realizada por Breedlove y Laughlin (1993) en torno al conocimiento de las plantas en Zinacantán, siguiendo los pasos del valioso estudio agroecológico de Collier (1975). Acheson (1966) documentó el conocimiento de los animales en la misma variante. Shepard y Arora (1992) han estudiado la nomenclatura y uso de los hongos en algunas comunidades tzotziles. Berlin y Berlin (1996) registran de manera meticulosa los parásitos gastrointestinales, los padecimientos que ocasionan y las plantas que los curan en varios municipios tzotziles y tzeltales; los mismos autores han recopilado una enciclopedia etnomédica de ambos grupos (1997). Los extensos diccionarios de Laughlin (1975), con 35 000 entradas en la variante de Zinacantán, y Laughlin y Haviland (1988) aportan datos adicionales. Al ser parientes cercanos (Kaufman [2001: 81] estima 14 siglos de divergencia entre ellos), el estudio comparativo de ambos grupos, que son dos de los pueblos indígenas mejor estudiados en el continente en términos lingüísticos y etnográficos, ofrece la posibilidad de reconstruir a detalle la nomenclatura y clasificación biológica del proto-tzeltal-tzotzil.

V.4.1.1 *Kanjobal.* Kaufman (2001: 81) estima que la variación interna del linaje kanjobal-chuj representa unos 21 siglos de divergencia y lo divide en dos grupos, ubicando en el primero al cotoque, al kanjobal y a los parientes cercanos de éste: el acateco y el jacalteco, mientras que en el segundo coloca al tojolabal y al chuj. La diversificación del primer grupo refleja cerca de 15 siglos de evolución lingüística; las diferencias entre **q'anjob'al**, **ku-ti'** (acateco) y **popti'** (jacalteco), que el autor conside-

ra "lenguas emergentes", equivaldrían a 700 años. La mayoría de los hablantes de kanjobal vive en la región llamada Los Cuchumatanes en el departamento de Huehuetenango en Guatemala. En el área colindante de Chiapas, el Inali (2005) registra 65 localidades con 4 977 personas. Los refugiados guatemaltecos asentados en Campeche y Quintana Roo que hablan esta lengua elevan el total nacional a 9 015 personas. El *Ethnologue* distingue el kanjobal oriental del occidental o acateco; cita 77 700 hablantes del primero en Guatemala en 1998, pero no documenta su presencia en México. La misma fuente indica que en 1991 había en nuestro país solo 100 hablantes de acateco originarios de Chiapas más 10 000 refugiados, mientras que en Guatemala había 48 500 personas en 1998. El Inali (2005) parece agrupar ambas lenguas bajo el nombre kanjobal, castellanización de **q'anjob'al**, "con lo que hablamos", mientras que el *Catálogo* del Inali (2007) distingue al Akateko (**Kuti'**) del **Q'anjob'al**.[14] El hábitat histórico de este grupo y de sus parientes lingüísticos cercanos es un área montañosa cubierta originalmente por pinares, encinares y bosques mesófilos de altitud. Los únicos datos etnobiológicos que hemos encontrado de estas lenguas son el léxico registrado en dos diccionarios publicados en Guatemala (De Diego *et al.* 1996; Academia de Lenguas Mayas de Guatemala 2003a) y en una descripción general del acateco de la frontera (Zavala 1992), junto con los materiales recabados por Kaufman y Justeson (2003).

V.4.1.2 *Jacalteco*. Como sus parientes cercanos, esta lengua se habla principalmente en Guatemala y se ubica justo al sur de ellos. El Inali (2005) reporta 529 personas en México, de las cuales 402 viven en 13 localidades en el área de distribución histórica del grupo. El *Ethnologue* distingue dos variantes: el jacalteco occidental, hablado por 77 700 personas en Guatemala y 10 000 personas en México (1 300 hablantes nativos de Chiapas y varios miles de refugiados), y el jacalteco oriental, hablado por 11 000 personas en Guatemala, según estimaciones de 1991-1998. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce una sola forma de Jakalteko (**Popti'**) en nuestro país. La documentación etnobiológica que hemos encontrado de esta lengua es aún más pobre que la del kanjobal, limitada a los pocos datos que consigna un vocabulario publicado por el ILV (Church y Church 1955) y los materiales que reúnen Kaufman y Justeson (2003).

V.4.1.3 *Motozintleco*. Kaufman (2001: 91) distingue al mochó o motozintleco del muchú o tuzanteco[15] como "lenguas emergentes", con unos seis siglos de divergencia entre ellas; ambas conforman el "cotoque" y tienen como linaje hermano al kanjobal y sus dos parientes cercanos. El motozintleco y tuzanteco son lenguas moribundas, habladas solo por personas de edad avanzada; el Inali (2005) las considera una sola lengua (**qa-took**, "nuestra palabra") y registra 174 hablantes únicamente, 146 de ellos en las dos localidades de asentamiento histórico. El *Ethnologue* reporta 168 hablantes de "mocho", citando datos censales de 1990, y considera al tuzanteco como un dialecto de la misma lengua. El *Catálogo* del Inali (2007) incluye al **qato'k** como una de las 68 agrupaciones lingüísticas indígenas del país, con dos variantes: **muchu'** o tuzanteco y **mocho'**. Kaufman (1967-2003a) ha recopilado una base de datos léxicos para el "kotoke de Motozintla" y otra para el "kotoke de Tuzantán" (1967-2003b). Salvo los nombres de plantas y animales que presentan Kaufman y Justeson (2003) recogidos en ambos pueblos, no conocemos estudios etnobiológicos sobre ninguna de las dos variantes, que son una prioridad para la investigación porque se restringen a dos comunidades y porque se avecina su desaparición, además de que son los únicos miembros del grupo kanjobal que se hablan solo en México.

V.4.2.1 *Chuj*. Kaufman (2001: 81) estima que la divergencia entre el chuj y el tojolabal, su pariente más cercano, representa unos 16 siglos de separación. El Inali (2005) reporta 1 796 hablantes de chuj (**koti'**, "nuestra lengua") en México, 527 de ellos en 13 localidades dentro de la distribución histórica del grupo en la colindancia entre Chiapas y la zona de Los Cuchumatanes en Guatemala, donde radica la mayor parte de la población. Refugiados transfronterizos de este grupo se han asentado en Campeche y Quintana Roo. El *Ethnologue* distingue dos variantes, el chuj de San Sebastián Coatán, con 19 458 personas en Guatemala, y el chuj de Ixtatán, con 22 130 en Guatemala y 9 500 en México, según estimaciones de 1991. El *Catálogo* del Inali (2007) no reconoce variantes de **Koti'** en el país. Hopkins (1980) ha estudiado la nomenclatura y clasificación de los animales en esta lengua; Breedlove y Hopkins (1970) documentan el conocimiento etnobotánico. Datos adicionales sobre la terminología etnobiológica chuj pueden encontrarse en dos vocabularios publicados en Guatemala (Felipe 1998; Academia de Lenguas Mayas de Guatemala 2003c).

V.4.2.2 *Tojolabal*. El Inali (2005) registra 37 986 personas hablantes de esta lengua, 34 417 de ellas en 253 localidades dentro de su distribución histórica en el centro-

oriente de Chiapas. Tanto el *Ethnologue* como el *Catálogo* del Inali (2007) reconocen una sola forma de esta lengua. **Tojol 'ab'al** se refiere a la "palabra bien escuchada" (Lenkersdorf 2006). Como los hablantes de chuj, este grupo ocupa zonas altas originalmente cubiertas en su mayor parte por bosques de pino y encino. La única información etnobiológica que conocemos en su lengua proviene del diccionario de Lenkersdorf (1979) y de la base de datos de Kaufman y Justeson (2003). Es importante investigar el conocimiento tradicional del grupo para ampliar la base comparativa de información sobre los pueblos mayas de los Altos de Chiapas. Junto con sus vecinos tzeltales, tzotziles y choles, las comunidades tojolabales participan de manera activa en los movimientos por su autonomía y por la reivindicación de sus derechos culturales. El grupo entero vivió las peores condiciones de opresión como peones acasillados durante el siglo XIX y principios del XX (Lenkersdorf 2006), experiencia que debe haber marcado sus tradiciones orales y sus patrones de uso de los recursos naturales.

V.5.1.1 *Mam*. Kaufman (2001: 82) estima que la variación interna de las lenguas mayas nucleares orientales refleja unos 34 siglos de divergencia. Dentro de esa división, las lenguas que componen el grupo mam-ixil y las que pertenecen al grupo quiché-kekchí muestran un grado similar de diversificación, que equivale a 26 siglos. Kaufman divide al primero en dos linajes, el ixil-aguacateco y el mam propiamente; estima para el segundo 15 siglos de diferenciación interna, y ubica en él al teco junto con tres variantes de mam. El Inali (2005) cita 7 580 hablantes, 3 383 de ellos en 216 localidades en el área de distribución histórica en el suroriente de Chiapas. Refugiados guatemaltecos de este grupo se han asentado en Campeche y Quintana Roo. El *Ethnologue*, a partir de estimaciones realizadas entre 1991 y 2000, reporta más de 540 000 hablantes de mam en ambos países. Distingue seis lenguas: *1*] mam del norte, con 200 000 personas en Guatemala y 1 000 en México por colonización reciente; *2*] mam del sur, con 125 000 personas en Guatemala; *3*] mam de Tajumulco, con 35 000 personas en Guatemala; *4*] tacaneco, con 20 000 personas en Guatemala y 1 200 en México; *5*] mam central, con 100 000 personas en Guatemala, y *6*] mam de Todos Santos Cuchumatán, con 50 000 personas en Guatemala y 10 000 en México. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce cinco variantes presentes en nuestro país, a las que designa mam de la frontera, del norte, del sur, de la sierra y del Soconusco (**Qyool Mam** o **B'anax Mam**); la autodenominación de la lengua es **qyool**, "nuestra palabra", y la del grupo **wnaqqo**, "nuestra gente". Del lado mexicano, las comunidades mam ocupan terrenos originalmente cubiertos por bosques de pino y encino en su mayor parte, y un área más húmeda de bosque mesófilo y bosque tropical perennifolio en el Tacaná. Hostnig *et al.* (1998) han estudiado el conocimiento etnobotánico en la variante de Quetzaltenango en Guatemala. Hay datos sobre la nomenclatura de otros grupos taxonómicos en dos vocabularios publicados (Maldonado *et al.* 1983; Academia de Lenguas Mayas de Guatemala 2003b), además del trabajo de Kaufman y Justeson (2003). Es urgente documentar el tacaneco, que según el *Ethnologue* representa la variante más divergente y que está cayendo en desuso en ambos países.

V.5.1.2 *Teco*. El Inali (2005) registra 210 hablantes de esta lengua (**q-yool**, "nuestra palabra", también conocida como tectiteco), 75 de ellos en siete localidades dentro del área de ocupación histórica al oriente del motozintleco en el sureste de Chiapas. El *Ethnologue* estima una población en México de 1 000 adultos mayores (las generaciones más jóvenes ya no usan el teco), y en Guatemala de 1 265 personas de todas las edades para el año 2000. El *Catálogo* del Inali (2007) consigna **Qyool** y **B'a'aj** como autodenominaciones del Teko. La única información etnobiológica que hemos encontrado de esta lengua son los datos de Tectitán (Guatemala), Mazapa y Amatenango de la Frontera (Chiapas) incluidos en el diccionario de Kaufman y Justeson (2003). Es importante investigar el conocimiento tradicional de este grupo en vista del número reducido de hablantes y en consideración de su ubicación, junto con el mam y las lenguas del grupo kanjobal-chuj, en el área montañosa del occidente de Guatemala, que se piensa fue el hábitat del proto-maya y donde se inició la diversificación de la familia.

V.5.2 *Otras lenguas mayas*. El *Catálogo* del Inali (2007) incluye dentro de las 68 agrupaciones lingüísticas indígenas presentes en México, cinco que son habladas exclusivamente por migrantes guatemaltecos que se han establecido en décadas recientes en la franja fronteriza de Chiapas, Quintana Roo y Campeche: Awakateko, Ixil, **Kaqchikel**, **K'iche'** y **Q'eqchi'**. La transcripción que hace el Inali de los nombres de estas agrupaciones sigue las convenciones ortográficas establecidas por la Academia de las Lenguas Mayas de Guatemala. Campbell (1997: 163) clasifica al **Q'eqchi'** (kekchí) como la lengua más divergente dentro de la rama quicheana de la división quiché-mam; las lenguas quicheanas "nucleares" inclu-

yen el **Kaqchikel-Tz'utujil** y el **K'iche'**, entre otras. Kaufman (2001: 82) estima que la variación interna de la rama quicheana y de las lenguas nucleares representan 26 y 10 siglos de divergencia, respectivamente. Campbell (1997) divide la rama mam en dos linajes, el Teko-Mam y el Awakateko-Ixil; Kaufman (2001) no proporciona un cálculo de la distancia temporal en el último. El *Catálogo* del Inali (2007) registra en México tres variantes de **K'iche'** (oriental, central y occidental) y dos de Ixil (chajuleño y nebajeño).

En Guatemala se han publicado en fechas recientes vocabularios extensos del Awakateko (Tuyuc 2001; Mendoza y Rodríguez 2007), del **Kaqchikel** (Cojti *et al.* 1998; Ruyán *et al.* 1991; Patal 2007), del Ixil (Jewett y Willis 1996; Asicona *et al.* 1998; Cedillo y Ramírez 1999; Academia de Lenguas Mayas de Guatemala 2003d), del **Q'eqchi'** (Sam *et al.* 1997; Cu 1998; Academia de Lenguas Mayas de Guatemala 2004) y del **K'iche'** (García *et al.* 1995; Ajpacaja *et al.* 1996). En contraste con el volumen de recopilación léxica, la documentación etnobiológica de estas lenguas es muy pobre, no obstante su importancia demográfica. Collins y Liukkonen (2002), Bourbonnais-Spear *et al.* (2005) y Treyvaud *et al.* (2005, 2006) han estudiado el conocimiento de las plantas en comunidades de habla **Q'eqchi'** en el sur de Belice y norte de Guatemala. Nicolas (1999) ha investigado las especies de uso medicinal en la zona **K'iche'**. El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: ficha 1109) cita una tesis de licenciatura acerca del conocimiento de los hongos en un pueblo **Kaqchikel**. Conocemos un solo estudio etnobiológico de los refugiados indígenas de la zona fronteriza, realizado en una comunidad del Petén fundada por migrantes después de 10 a 12 años de exilio en México (Nesheim *et al.* 2006), tema que amerita más trabajo por sus implicaciones humanitarias y por su relevancia global creciente.

VI Familia mixezoque

Campbell (1997: 162) reconoce 18 lenguas vivas y una extinta en la familia, haciendo en este caso una diferenciación más fina que la del *Ethnologue*. Kaufman (2001: 80) estima que la variación interna corresponde a unos 30 siglos de divergencia. Hacia el año 1000 a. de C., el proto-mixezoque se dividiría en dos ramas, la zoque y la mixe. La familia ocupa un lugar central en la historia mesoamericana porque los constructores de La Venta y otras ciudades tempranas en el sur de Veracruz y Tabasco, que hoy llamamos "olmecas", deben haber hablado una lengua mixezoque. Los glifos de la estela de La Mojarra, el sistema de escritura más antiguo del continente descifrado hasta ahora, muestran rasgos léxicos y gramaticales específicos de una lengua zoque (Kaufman y Justeson 2001); si bien la estela es posterior a La Venta, todo permite suponer que la gente que ocupó la región desde el periodo formativo hablaba una lengua del mismo linaje. Kaufman (2001) ha documentado el préstamo de varios términos mixezoques a otras familias mesoamericanas durante el periodo clásico (incluso algunos nombres de animales y plantas), evidencia que lo lleva a proponer que la élite de Teotihuacan hablaba una lengua de esta familia. Desde 1993, Kaufman y sus colaboradores están recopilando información extensa sobre varias lenguas mixezoques, incluyendo vocablos etnobiológicos;[16] una parte de sus materiales está disponibles para consulta en internet (Kaufman *et al.* sin fecha).

VI.1.1 *Lenguas zoques.* Kaufman (2001: 80) estima que la variación dentro de la rama zoque representa 20 siglos de divergencia. Distingue dos grandes grupos: las tres lenguas zoqueanas del Golfo (10 siglos de diferenciación), y el zoque propiamente (8 a 10 siglos), que a su vez divide en dos conjuntos: las lenguas zoques occidentales y las orientales, ambas con una variación interna de cerca de cinco siglos. Kaufman atribuye la fragmentación y posterior divergencia de las lenguas zoques a la llegada de los hablantes de chiapaneco hacia el año 700 d. de C. Dentro del bloque occidental, Campbell (1997: 162) separa dos lenguas, el zoque de Santa María Chimalapa y el de San Miguel Chimalapa, ambos en Oaxaca; reconoce cinco lenguas y variantes en el bloque oriental, habladas en Chiapas y comunidades adyacentes de Tabasco: *1*] el zoque del norte en Magdalena y Francisco León; *2*] el zoque del noreste "A" en Tapalapa, Ocotepec, Pantepec y Rayón; *3*] el zoque del noreste "B" en Chapultenango y Oxolotán; *4*] el zoque central en Copainalá, Tecpatán y Ostuacán, y *5*] el zoque del sur en Tuxtla y Ocozocuautla.

El Inali (2005) reporta 51 464 hablantes de las lenguas zoques de Chiapas y Oaxaca, 37 933 de ellos en 428 localidades en el área de distribución histórica. El *Ethnologue* distingue cuatro lenguas en Chiapas y Oaxaca, y registra el número de hablantes según el censo de 1990: *1*] zoque de Copainalá, 10 000 personas; *2*] zoque de Rayón, 2 000 a 2 300 personas; *3*] zoque de Francisco León, 20 000 personas; *4*] zoque de Chimalapa, 4 500 personas. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce ocho variantes y transcribe para ellas autodenominaciones distintas: zoque del centro (**tsuni**), del sur (**tsuni**), del este (**ode**), del norte

alto (**ore**), del norte bajo (**ode**), del noroeste (**ote**), del sureste (**ore**) y del oeste (**angpo'n tsaame**).[17] El territorio de los pueblos zoques es heterogéneo y estuvo originalmente cubierto por bosques de pino-encino y mesófilos de montaña en la zona alta, bosques tropicales perennifolios en las tierras bajas en la vertiente del Golfo, y bosques tropicales caducifolios y sabanas en la vertiente del Pacífico y en la depresión central de Chiapas.

A pesar del interés que representa una distribución ecológica tan amplia, y no obstante el protagonismo de las lenguas zoques en la historia cultural mesoamericana, el único estudio etnobiológico que conocemos para este grupo es la breve monografía de Isidro-Vásquez (1997) acerca del uso de plantas en el área de Tuxtla Gutiérrez. El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: fichas 121, 123 y 124) cita un estudio sobre plantas medicinales en Tecpatán, una segunda publicación etnobotánica de Isidro sobre la zona de Tuxtla y un estudio breve de las plantas medicinales en Copainalá, Rayón, Tapalapa y Tapilula. Los pocos términos etnobiológicos que hemos encontrado provienen del diccionario de San Miguel Chimalapa (Johnson sin fecha) y de los vocabularios de Copainalá, Rayón y Francisco León publicados por el ILV (Harrison *et al.* 1981; Harrison y Harrison 1984; Engel *et al.* 1987). Kaufman y Johnson (1994-2005), Kaufman y Norman (1994-2005), Pye (1996-1999) y Zavala (2000-2003) han recopilado extensas bases de datos léxicos de las variantes de San Miguel y Santa María Chimalapa, Copainalá y Tecpatán, respectivamente. Es prioritario documentar el conocimiento tradicional en estas lenguas, especialmente en los extremos sur y occidente de su distribución, donde el zoque es hablado únicamente por personas mayores.

VI.1.2 *Lenguas zoqueanas del Golfo*. Campbell (1997), al igual que Kaufman (2001), distingue tres lenguas en este grupo: la de Ayapa (municipio de Jalpa de Méndez, Tabasco), la de Texistepec (Veracruz) y la de Soteapan o popoluca de la sierra.[18] Kaufman relaciona la diversificación de este conjunto con la intrusión de hablantes del nahua del Golfo hacia 900-1100 d. de C. El Inali (2005) registra 31 651 hablantes de las lenguas "zoque-popolucas"; 30 818 de ellos residen en 113 localidades dentro de su distribución histórica. El *Ethnologue* cita una estimación de 1991 de 30 000 hablantes del "popoluca de la zona alta", pero solo 427 de la lengua de Texistepec en 1990, todos ellos adultos mayores, y únicamente 40 de la lengua de Ayapa en 1971. El *Catálogo* del Inali (2007) incluye al ayapaneco (**numte oote**), al popoluca de la sierra (**nuntaj±yi'/nunta anh+maatyi**) y al texistepequeño (**wää 'oot**) entre las 68 agrupaciones lingüísticas del país; reconoce una sola forma para cada una de ellas. El área de distribución de estas lenguas corresponde a bosques tropicales perennifolios y humedales, con bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Santa Marta. La documentación etnobiológica de ellas es pobre; los únicos trabajos que conocemos se refieren al conocimiento de los hongos (Alatorre 1996), las plantas (Escalante 1996) y las especies medicinales (Mata-Pinzón 1984, 1988; Leonti *et al.* 2002, 2003a)[19] en dicha sierra, complementados con los datos que aportan el diccionario popoluca de la misma zona publicado por el ILV (Elson y Gutiérrez 1999) y el de Texistepec (Wichmann 2002). Kaufman y Himes (1993-2005), Reilly y Bereznak (1994-2004) y Suslak *et al.* (1996-2005) han recopilado bases de datos léxicos de las lenguas de Soteapan, Texistepec y Ayapa, respectivamente. El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: ficha 229) cita una tesis profesional acerca de las plantas medicinales en la zona de Soteapan. Ante la pérdida avanzada de la lengua, es urgente registrar el conocimiento tradicional de animales y plantas en Texistepec y especialmente en Ayapa, donde un informe reciente indica que solo sobreviven dos ancianos que hablan la lengua, la más próxima a extinguirse en todo el país (Nava 2007).

VI.2.1 *Lenguas mixes*. Kaufman (2001: 80) indica que la variación interna de la rama mixe parece representar la misma profundidad temporal que la rama zoque, 20 siglos, si bien sus estimaciones glotocronológicas para la primera son tentativas. Dentro de ella, considera que las lenguas mixes (habladas todas en Oaxaca) y la lengua de Sayula, Ver., forman un grupo cuya divergencia equivale a unos 10 siglos. La lengua de Oluta, Ver., y el tapachulteco, lengua del Soconusco que se extinguió a principios del siglo XX, también forman parte de la rama mixe pero son más divergentes y son excluidas por ello del grupo anterior. Kaufman piensa que la diversificación de las lenguas mixes propiamente se inició hace unos ocho siglos. Campbell (1997: 162) reconoce seis lenguas y variantes: *1*] el mixe del norte de la zona alta (Totontepec); el mixe del sur de la zona alta, donde distingue *2*] el área próxima al Zempoaltépetl (Tlahuitoltepec, Ayutla, Tamazulapan) y *3*] el resto de la zona alta (Tepuxtepec, Tepantlali, Mixistlán); la zona media, donde nuevamente distingue *4*] el área norte (Jaltepec, Puxmetacán, Cotzocón) y *5*] el área sur (Juquila, Cacalotepec); *6*] la zona baja (Camotlán, Coatlán, Mazatlán, Guichicovi).

El Inali (2005) registra 118 924 hablantes de lenguas

mixes, 88 428 de ellos en 349 localidades dentro del área ocupada históricamente por el grupo. El *Ethnologue* reconoce ocho lenguas, las primeras seis en un bloque oriental y las últimas dos en uno occidental, y estima el número de hablantes para cada una de ellas (1993-2002): *1*] Coatlán, 5 000 personas; *2*] Istmo, 20 000; *3*] Juquila, 8 000; *4*] Mazatlán, 19 211; *5*] centro norte, 13 000; *6*] Quetzaltepec, 6 700; *7*] Totontepec, 5 200; *8*] Tlahuitoltepec, 5 000. La variante de Totontepec es considerada la más divergente. El *Catálogo* del Inali (2007) distingue solo seis variantes: mixe alto del norte (**ayöök**), alto del centro (**ayuujk**), alto del sur (**ayuujk**), medio del este (**ayuuk**), medio del oeste (**eyuk**) y mixe bajo (**ayuk**). El Inali (2005) interpreta la autodesignación **ayuuk/ayuujk/ayöök** como "lengua del monte", y **ayuuk jä'äy**, "personas que hablan la lengua del monte". El territorio de los pueblos mixes abarca desde bosque tropical caducifolio en la cuenca alta del río Tehuantepec hasta bosque de pino-encino, vegetación subalpina en la cumbre del Zempoaltépetl (3 280 m), bosque mesófilo de montaña y bosque tropical perennifolio en la zona baja de la vertiente del Golfo.

De Ávila (2004) reseñó la información disponible en la literatura lingüística y etnobiológica sobre los pueblos mixes. El trabajo más relevante es la investigación inédita de G. Martin (1996) sobre el conocimiento de las plantas y los hongos en Totontepec. A esa referencia hay que agregar las publicaciones de M. Heinrich y sus colaboradores acerca del conocimiento de plantas medicinales en comunidades mixes de la zona del Istmo (Heinrich 1989; Heinrich y Antonio 1993; Heinrich 1998; Leonti *et al.* 2003b).[20] No conocemos investigación alguna enfocada en la etnozoología de este grupo. Suslak (1996-2002) ha recopilado una base de datos léxicos en Totontepec. Los pueblos mixes han suscitado el interés de los antropólogos por su vitalidad cultural y por la fortaleza de sus instituciones comunitarias; es de esperarse que los profesionistas jóvenes originarios de Ayutla, Zacatepec y otras comunidades documenten mejor el conocimiento de sus mayores.

VI.2.2 *Lenguas mixeanas de Veracruz.* El Inali (2005) reporta 3 394 hablantes de lenguas "mixe-popolucas", 3 237 de ellos en las 56 localidades registradas en su cartografía, de las cuales 48 corresponden a la lengua de Sayula (**yamay ajw**, "idioma de aquí", o **tïkmay ajw**, "idioma de la casa") y ocho a la de Oluta (**yaak'awi**, "esta lengua"). El *Ethnologue* registra, para 1990, 4 000 hablantes en Sayula y solo 102 en Oluta, todos ellos de edad avanzada. El *Catálogo* del Inali (2007) incluye al oluteco (**yaakaw+**) y al sayulteco (**t+kmaya'/yámay**) entre las 68 agrupaciones lingüísticas del país, reconociendo una sola forma de cada una. Las tierras de ambos pueblos estuvieron cubiertas originalmente por bosque tropical perennifolio. No hemos encontrado información etnobiológica acerca de estas comunidades salvo los datos limitados que aportan los diccionarios del ILV (Clark y Davis 1960; Clark 1981) y el que ha compilado Zavala (sin fecha). Rhodes *et al.* (1994-2005) y Zavala (1994-2004) han recopilado bases de datos léxicos en las lenguas de Sayula y Oluta, respectivamente. Es prioritario documentar el conocimiento tradicional en Oluta, donde la lengua más divergente de la rama mixe puede desaparecer pronto.

VII Familia otomangue

Al seguir los criterios de clasificación del *Ethnologue*, las 174 lenguas otomangues representan la familia más diversificada de América y la novena global.[21] Son el grupo más ampliamente difundido en Mesoamérica, extendiéndose desde la periferia norte (lenguas pames de San Luis Potosí) hasta el extremo sur del área cultural (mangue, lengua extinta del occidente de Nicaragua y noroeste de Costa Rica). Ocupan el primer lugar en México en términos de población, con más de dos millones de hablantes; si se toma en cuenta a los pueblos indígenas centroamericanos, el grupo otomangue pasa al segundo lugar censal, después de la familia maya y por encima de la yutonahua. Es, además, la agrupación lingüística con mayor profundidad temporal en México y Centroamérica: se estima que su diversificación interna equivale a 60 "siglos mínimo" de divergencia, comparable al tiempo de diferenciación de la familia indoeuropea. Las lenguas otomangues comparten una serie de rasgos que les imprimen un carácter singular entre las familias mesoamericanas (Campbell 1997: 157): todas son lenguas tonales, generalmente poseen un juego de vocales nasalizadas paralelo a las orales, se caracterizan por tener sílabas abiertas (es decir que terminan en vocal) y la mayoría de ellas carecen de consonantes labiales, entre otras peculiaridades.

Kaufman (1990: 94-97) reconstruye una división inicial del proto-otomangue en dos troncos hace aproximadamente 6 000 años. Cada uno de ellos daría origen a su vez a dos ramas: el tronco occidental se dividiría hace unos 4 700 años en la rama tlapaneco-mangue y la rama otopame-chinanteca, mientras que el tronco oriental se dividiría más o menos por la misma fecha en la rama

amuzgo-mixteca y la rama popoloca-zapoteca. La rama tlapaneco-mangue divergiría hace unos 4 000 años en el grupo tlapaneco-sutiaba y el chiapaneco-mangue. El chiapaneco, que desapareció a mediados del siglo XX, se diferenció hace aproximadamente 1 300 años del mangue, que se extinguió en el XIX. El proto-chinanteco, cuyas lenguas descendientes se hablan hoy en el norte de Oaxaca, se habría separado de la rama otopame hace unos 4 000 años; ésta se diferenció 400 años más tarde en un grupo meridional, compuesto por el matlatzinca, ocuilteco, mazahua y las lenguas otomíes, habladas todas ellas en el centro de México, y un grupo septentrional, compuesto por el chichimeco jonaz del norte de Guanajuato y las lenguas pames de Hidalgo y San Luis Potosí. Es probable que este grupo haya tenido otros miembros que se extinguieron después de la conquista europea sin que hayan sido documentados. El mismo destino deben haber corrido varias filiales de otros linajes dentro de la familia, al igual que muchos otros grupos americanos.

VII.1.1.1 *Lenguas pames.* Kaufman (1990: 96) estima que la variación entre éstas y el chichimeco jonaz representa unos 2 500 años de divergencia, mientras que las diferencias entre las tres lenguas pames propiamente equivalen a 14 siglos. El pame del sur, que se hablaba en Jiliapan, Hidalgo, se extinguió recientemente; fue documentado por Manrique (1967). Kaufman (2001) reconoce dos lenguas sobrevivientes, el pame del norte y el central, habladas en San Luis Potosí y el norte de Querétaro. El Inali (2005) cita 8 312 hablantes de ambas, 7 359 de los cuales residen en 140 localidades dentro de la distribución histórica del grupo; se han registrado autodenominaciones distintas, entre ellas **xi'ói** o **xiyui**, "hombre verdadero". El *Ethnologue* estima la población de la lengua central (Santa María Acapulco y comunidades circunvecinas) en 4 350 hablantes en 1990, y 5 616 personas para el pame del norte (comunidades entre Río Verde y los límites con Tamaulipas) en 2000; reporta que la inteligibilidad de la variante de Acapulco por parte de hablantes de la lengua norteña es tan solo de 10 a 15%. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce al pame como una sola agrupación lingüística con dos variantes, la del norte (**xi'iuy**) y la del centro (**xi'oi**). Las comunidades pames se ubican en la Sierra Gorda, cuya vegetación varía altitudinalmente de bosque tropical caducifolio, matorrales xerófitos y chaparrales a bosques de encino y pino. Berthiaume (2006) y sus colaboradores de La Palma y Tamasopo recopilan actualmente un diccionario de la variante del norte. No conocemos estudio etnobiológico alguno en toda el área pame, a pesar de su interés cultural y ecológico; éste es uno de los grupos prioritarios para investigación en el país.

VII.1.1.2 *Chichimeco jonaz.* El Inali (2005) registra 1 641 hablantes de esta lengua, 1 289 de ellos asentados en tres localidades dentro de su territorio histórico en el municipio de San Luis de la Paz, Guanajuato, mientras que el *Ethnologue* estima que solo 200 personas la hablaban en 1993. Llaman a su lengua y a sí mismos **éza'r** (**uzá'** según el *Catálogo* del Inali 2007). La vegetación natural predominante en el área son matorrales xerófitos. No hemos encontrado información acerca del conocimiento tradicional de este grupo salvo los escasos datos consignados en la literatura lingüística y etnográfica. Junto con los pueblos pames, la comunidad chichimeca es una de las prioridades para la investigación etnobiológica en el país, con interés especial por su ubicación en la periferia del área cultural mesoamericana. Algunos autores han propuesto que ambos grupos representan los únicos sobrevivientes de las numerosas sociedades de cazadores y recolectores del altiplano central y noreste de México, mientras que Kaufman (1990: 97) considera que en su origen fueron pueblos agricultores mesoamericanos que colonizaron el área bajo condiciones climáticas más favorables, y que quedaron impedidos para cultivar plantas al resecarse la zona en el primer milenio de nuestra era.

VII.1.2.1 *Lenguas otomíes.* Kaufman (2001: 85) estima que el grado de diversificación del grupo otopame meridional es comparable al del pame-chichimeco, al cual le asigna 2 400 años de divergencia y lo divide en dos grupos: el matlatzinca-tlahuica y el otomí-mazahua. Para el segundo calcula unos 10 siglos de diferenciación, y para las lenguas otomíes propiamente, 800 años. Distingue seis lenguas "emergentes": *1*] el otomí del noreste; *2*] el otomí del noroeste (Ixmiquilpan); *3*] el otomí occidental; *4*] el otomí de Tilapa; *5*] el otomí de Ixtenco; *6*] el otomí de Jalisco, lengua extinta no documentada. El Inali (2005) reporta 291 722 hablantes, de los cuales 210 466 viven en 1 426 localidades dentro del área histórica del grupo. Según la misma fuente, la mayoría de los migrantes que hablan estas lenguas residen en el Distrito Federal. Si bien cita el nombre **hñähñu** como sinónimo de otomí, sin precisar de cuál variante proviene, el Inali (2007) reconoce que la autodenominación varía entre ellas.[22]

El *Ethnologue* distingue nueve lenguas otomíes y registra las siguientes cifras demográficas para cada una en 1990:[23] *1*] otomí del Mezquital, 100 000; *2*] otomí de Tilapa, 400 (todas ellas personas mayores); *3*] otomí de la

zona alta oriental, 20 000; *4*] otomí de Tenango, 10 000; *5*] otomí de Querétaro, 33 000; *6*] otomí del Estado de México, 10 000; *7*] otomí de Temoaya, 37 000; *8*] otomí de Texcatepec, 12 000; *9*] otomí de Ixtenco, 736 (adultos mayores). El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce también nueve variantes (algunas de ellas con autodenominaciones distintivas) pero solo concuerda en los casos de Ixtenco y Tilapa, pues agrupa las tres lenguas nororientales del *Ethnologue* como otomí de la sierra, distingue dos variantes en el Valle del Mezquital, dos más en Querétaro y Guanajuato, y separa al otomí de Michoacán del central, hablado en el Estado de México. La mayor parte de las comunidades otomíes se asientan en el altiplano, en tierras originalmente cubiertas por matorrales xerófitos o bosques de encino y pino, pero los pueblos ubicados al noreste comprenden áreas cuya vegetación natural es bosque mesófilo de montaña y aun bosque tropical perennifolio.

La literatura etnobiológica sobre estas lenguas es muy pobre, no obstante la proximidad de varias comunidades otomíes a la Ciudad de México. La complejidad fonológica de las lenguas otomangues, y en especial las otopames, parece limitar el interés de los investigadores por documentar el conocimiento tradicional de la naturaleza en estos grupos. El estudio más significativo que conocemos es la etnografía enciclopédica escrita en su lengua y traducida al español por un investigador originario del Valle del Mezquital (Salinas 1984), posteriormente traducida al inglés (Bernard y Salinas 1989); incluye información sobre animales y plantas, identificados por sus nombres indígenas únicamente. Hemos encontrado estudios etnomicológicos de Acambay, comunidad otomí del Estado de México (Estrada y Aroche 1987), y de Ixtenco (Montoya *et al.* 2002). Se han publicado algunas observaciones etnobotánicas en comunidades de la Sierra Norte de Puebla (Turra y Puig 1978; Martínez Alfaro *et al.* 1988). El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: fichas 227, 777 y 802) cita dos tesis de licenciatura acerca de plantas medicinales y comestibles usadas en San Pablito, municipio de Pahuatlán, Pue., y un manuscrito sobre el conocimiento de las plantas en la zona de Ixmiquilpan, Hgo. Datos adicionales aparecen en los diccionarios publicados sobre el otomí del Mezquital (Hernández *et al.* 2004), el sur de Querétaro (Hekking y Severiano 1989) y la zona al norte de Toluca (Colegio de Lenguas y Literatura Indígenas 1997a).

Es prioritario documentar las lenguas de Ixtenco y Tilapa, que probablemente desaparecerán en las próximas décadas, así como las variantes de la Huasteca y la Sierra Norte de Puebla, que son las regiones más diversas en términos ecológicos y las menos estudiadas desde el punto de vista etnobiológico. Olivera y Sánchez (1964) mencionan la existencia de algunos hablantes de otomí en Zacapu, Michoacán; es urgente verificar si sobrevive esa variante, la más occidental de la familia otomangue en tiempos recientes. La gran variación lingüística y ecológica del territorio otomí brinda oportunidades para trabajos comparativos encaminados a reconstruir la evolución del sistema de clasificación de los seres vivos en esas lenguas y sus parientes, que pueden aportar inferencias reveladoras acerca de la historia cultural temprana del centro del país; Kaufman (1990: 98) considera probable que el hábitat ancestral de la rama otopame haya sido el Valle de México.

VII.1.2.2 *Mazahua.* El Inali (2005) cita 133 430 hablantes de esta lengua (**jñatjo**, "la lengua"), 98 568 de los cuales habitan en 346 localidades dentro de su territorio histórico en el noroeste del Estado de México y el área colindante de Michoacán; gran número de familias han migrado a zonas urbanas del centro y norte del país. El *Ethnologue* distingue dos variantes, el mazahua central, con una población de 350 000 hablantes (estimación de 1993, probablemente errónea),[24] y el mazahua de Michoacán, con 15 000 a 20 000 hablantes estimados en las mismas fechas. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce también dos variantes, el mazahua del oriente (**jnatrjo**) y el del occidente (**jnatjo**). La vegetación natural de la mayor parte de la zona mazahua corresponde a bosques de pino y encino, con bosques de abeto en las elevaciones más altas. La documentación etnobiológica de esta lengua es tan limitada como la de sus vecinos otomíes. Conocemos dos estudios etnobotánicos realizados en una comunidad del Estado de México (Chávez 1997) y una en Michoacán (Farfán 2001; Farfán *et al.* 2007); se publicó recientemente un trabajo sobre el conocimiento y la nomenclatura de los reptiles en una localidad mazahua en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca (Sánchez 2006). El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: fichas 1647, 1652 y 2854) cita dos estudios acerca del conocimiento de los hongos y las plantas medicinales, y una tesis profesional con un enfoque etnobotánico sobre la vegetación arvense. Dos diccionarios de la lengua relativamente extensos (Kiemele 1975; Colegio de Lenguas y Literatura Indígenas 1997b) aportan algunos datos adicionales. Llama de nuevo la atención la escasez de información sobre un grupo tan numeroso y tan cercano a la Ciudad de México.

VII.1.2.3 *Matlatzinca*. Kaufman (2001: 85) calcula que las diferencias entre matlatzinca y tlahuica, a las que considera lenguas "emergentes", representan ocho a nueve siglos de divergencia. Hasta el siglo XVIII, el matlatzinca (**bot'una**, "nuestra lengua") tuvo una distribución amplia en el actual Estado de México y en Michoacán, donde se le conocía como "pirinda", pero en el XX quedó reducido a una sola comunidad al occidente del Nevado de Toluca, San Francisco Oxtotilpan, donde el Inali (2005) registra 645 de los 1 302 hablantes en todo el país; en décadas recientes, varias personas de esa localidad han migrado a la Ciudad de México. El *Ethnologue* cita esta lengua como "matlatzinca de San Francisco" y la considera próxima a extinguirse, debido a que es hablada solo por adultos. La vegetación natural del territorio actual del grupo consiste en bosques de pino y encino y bosques de abeto. Kaufman y sus colaboradores han estudiado esta lengua desde 1997 (Kaufman *et al.* sin fecha). Escalante (1982) documentó la nomenclatura matlatzinca de plantas y hongos, y posteriormente publicó un diccionario (1997); Navarijo y Salinas (2001) y Navarijo (2002) se han enfocado en el conocimiento de los animales entre los niños de Oxtotilpan, quienes ya no hablan la lengua. Es importante registrar a mayor profundidad la terminología biológica matlatzinca antes de que mueran los últimos campesinos que conocen bien los bosques de su comunidad.

VII.1.2.4 *Tlahuica*. El Inali (2005) reporta 466 hablantes de la lengua ocuilteca, atzinca o tlahuica (**pjiekak'joo**, "nuestra lengua"), de los cuales 398 viven en seis localidades dentro del área de distribución histórica del grupo en el municipio de Ocuilan en el Estado de México, cerca de los límites con Morelos y el Distrito Federal. El *Ethnologue* designa esta lengua como "matlatzinca de Atzingo" y estima la población de hablantes en 1993 entre 50 y 100 personas, por lo que la considera casi extinta. El área corresponde a los mismos tipos de vegetación que la comunidad matlatzinca. La única investigación etnobiológica que hemos encontrado sobre este grupo es la tesis inédita de Palomino (1990) acerca del conocimiento de los hongos. El vocabulario de Reynoso (1998) aporta algunos datos acerca de la nomenclatura de plantas y animales. Kaufman y sus colaboradores estudian la lengua ocuilteca desde 1998 (Kaufman *et al.* sin fecha). Es urgente documentar el conocimiento tradicional de la naturaleza en esta área tan próxima a la Ciudad de México; es probable que el tlahuica se extinga en las próximas décadas.

VII.2 *Lenguas chinantecas*. Kaufman (1990: 98) considera que el proto-chinanteco debe haberse diferenciado en proximidad geográfica de sus parientes más cercanos dentro de la familia otomangue: el proto-otopame, el proto-tlapaneco-sutiaba y el proto-chiapaneco-mangue, que él sitúa en el Valle de México, el alto Balsas y el Valle de Puebla, respectivamente. Propone por lo tanto que su hábitat original, antes de migrar al norte de Oaxaca, fue el actual estado de Morelos. Campbell (1997: 158) cita la clasificación de Rensch, investigador del ILV, quien distingue 14 lenguas chinantecas "moderadamente diferenciadas, mutuamente incomprensibles"; Kaufman (2001: 85) acepta una estimación de Swadesh de 1 500 años de divergencia entre ellas. El Inali (2005) registra 133 374 hablantes de las diversas lenguas chinantecas,[25] 84 395 de ellos asentados en 439 localidades dentro del área de distribución histórica del grupo. En los años 1970-1980, varias comunidades fueron obligadas a desplazarse a otras zonas de Oaxaca y del estado de Veracruz por la construcción de la hidroeléctrica Cerro de Oro. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce 11 variantes y registra sus autodenominaciones, la mayoría de ellas distintivas. El área ocupada por los pueblos chinantecos es una de las más complejas del país en términos de su vegetación, que incluye bosques tropicales caducifolios en la cuenca alta del Papaloapan, bosques de pino y encino, bosques mesófilos de montaña y bosques tropicales perennifolios.

De Ávila (2004) reseñó la documentación etnobiológica de las lenguas chinantecas, donde sobresale la investigación inédita de Martin (1996) acerca de las plantas y los hongos conocidos en Santiago Comaltepec, en el distrito de Ixtlán. A esa revisión falta agregar el trabajo ornitológico de Retana (1995) en Ojitlán. La tesis de Martin y la nomenclatura de animales y plantas registrada en los diccionarios del ILV indican que las lenguas chinantecas siguen el esquema clasificatorio de las lenguas mixtecanas, zapotecanas y popolocanas, no obstante su parentesco más cercano con las lenguas otopames. Los rasgos de este sistema, que utiliza marcadores semánticos para generar buena parte de la terminología biológica, contradicen algunos de los postulados de Berlin (1992) puesto que incorporan criterios culturales como la utilidad y el valor simbólico de varias especies al categorizarlas. El estudio comparativo de las lenguas otomangues tiene así especial interés para el desarrollo de nuevos modelos teóricos en la antropología cognoscitiva, y por ello es relevante profundizar en la investigación de campo.

VII.3 *Lenguas tlapanecas*. Kaufman (2001: 84) estima que la separación del sutiaba, lengua del occidente de Nicaragua que al parecer se extinguió en el siglo XX, y la diversificación interna de las lenguas tlapanecas, habladas en el oriente del estado de Guerrero, data de hace unos 800 años. Distingue dos de ellas, a las que considera lenguas "emergentes": en Malinaltepec y en Azoyú. El Inali (2005) registra 99 389 hablantes, de los cuales 83 863 residen en 392 localidades en el territorio histórico; un buen número de migrantes se ha establecido en la zona agrícola del centro de Sinaloa. La misma fuente cita la autodenominación **me̱'pha̱a̱**; los hablantes objetan que se les llame "tlapanecos" por las connotaciones despectivas de la etimología náhuatl como "pintados, sucios". El *Ethnologue* distingue cuatro lenguas: *1*] tlapaneco de Acatepec, con 33 000 hablantes en 1994; *2*] tlapaneco de Azoyú, con 682 hablantes (sin fecha), todos ellos adultos mayores; *3*] tlapaneco de Malinaltepec, con 33 000 hablantes en 1994; *4*] tlapaneco de Tlacoapa, con 3 461 hablantes en 2000.[26] El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce nueve variantes y registra una autodenominación para cada una de ellas. La vegetación natural del área incluye bosques tropicales caducifolios en la cuenca del Balsas, bosques de encino y de pino en la zona alta, y bosques tropicales subcaducifolios y sabanas hacia la costa del Pacífico.

Este grupo es uno de los menos estudiados en México. La única investigación etnobiológica que conocemos es una lista de nombres de insectos (Pacheco *et al.* 2004). El trabajo lingüístico de Suárez en Malinaltepec (1983) aporta pocos datos sobre plantas y animales. Es de esperarse que el diccionario que publicará Carrasco (2007), hablante de la misma variante, registre una terminología más amplia. Es prioritario documentar el conocimiento tradicional en Azoyú por ser la lengua tlapaneca más amenazada según el *Ethnologue*, y la única que se ubica en la zona baja tropical de la costa. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce como variante distinta el tlapaneco occidental hablado en Nanzintla y comunidades vecinas del municipio de Quechultenango, donde la lengua parece estar a punto de desaparecer (Weathers 1976).

VII.4 *Lenguas amuzgas*. Aunque otros autores han clasificado estas lenguas como una rama independiente dentro de la familia otomangue, Kaufman (1990: 95) ubica la separación del proto-amuzgo de la rama mixteca hace unos 4 000 años, aproximadamente cinco siglos después de la bifurcación del tronco otomangue oriental para dar origen a la subdivisión popoloca-zapoteca y la amuzgo-mixteca. El mismo autor (2001: 84) considera al amuzgo como una sola lengua con dos variantes, la de Guerrero y la de Oaxaca, y no da una estimación temporal de la divergencia entre ambas. El Inali (2005) registra 41 455 hablantes, de los cuales 36 384 viven en 209 localidades dentro de la distribución histórica del grupo.[27] El *Ethnologue* distingue tres lenguas: el amuzgo de Xochistlahuaca y pueblos vecinos en Guerrero, con 23 000 hablantes; el amuzgo de San Pedro Amuzgos, Oaxaca, con 4 000, y el de Santa María Ipalapa, Oaxaca, con 2 000. Reporta 76% de inteligibilidad de la variante de Guerrero por parte de los hablantes de San Pedro Amuzgos, y 67% a la inversa; la lengua de Ipalapa, en cambio, es incomprensible para todas las demás comunidades según esta fuente. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce cuatro variantes, con autodenominaciones distintas. Los pueblos amuzgos se asientan en las estribaciones bajas de la Sierra Madre del Sur dentro de la cuenca del río Ometepec, una zona cubierta originalmente por bosques tropicales subcaducifolios, pinares tropicales y sabanas.

La variante de San Pedro Amuzgos es la lengua otomangue que cuenta con la documentación etnobiológica más extensa publicada. La mayor parte de la investigación se debe al maestro Fermín Tapia García, hablante nativo, quien ha compilado un diccionario amuzgo-español (Tapia 1999), además de publicar una serie de estudios etnobotánicos (Tapia 1978, 1980, 1985) y colaborar en una investigación ornitológica (Cuevas 1985). Cuevas (1987) enfocó su tesis doctoral en la etnozoología de San Pedro. Desafortunadamente, las determinaciones taxonómicas citadas en estos trabajos no corresponden con la calidad de la investigación lingüística. El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: ficha 2329) cita una tesis profesional acerca del conocimiento de las plantas en el área de Xochistlahuaca. El Instituto Lingüístico de Verano ha publicado un segundo diccionario del amuzgo de San Pedro (Stewart y Stewart 2000). Es importante documentar la lengua de Ipalapa, que cuenta con el menor número de hablantes y parece ser la más divergente.

VII.5.1 *Lenguas mixtecas*. La rama mixteca de la familia otomangue incluye las lenguas triques, el cuicateco y las lenguas mixtecas propiamente dichas. Las primeras son las más divergentes: el proto-trique se habrá separado hace unos 3 700 años, y el proto-cuicateco se diferenciaría unos 1 200 años después. Kaufman (1990: 95) considera un horizonte de 15 siglos para la diversificación de las lenguas designadas como"mixtecas"; sin embargo, Josserand (1983: 450) calcula que su profundidad tempo-

ral se aproxima a los 25 siglos,[28] un lapso mucho más largo que la divergencia entre las lenguas romances. El Inali (2005) reporta 446 236 hablantes, 322 212 de ellos en 1 551 localidades registradas en su cartografía dentro de la distribución histórica del grupo en el occidente de Oaxaca, sur de Puebla y oriente de Guerrero. Un porcentaje alto de la población hablante de estas lenguas ha migrado en el último siglo al centro y norte de México y a los Estados Unidos, tendencia que continúa.

El *Ethnologue* reconoce 52 lenguas mixtecas; estima para varias de ellas 70 a 80% de inteligibilidad máxima entre sí. Kaufman (2001: 84) distingue solo tres "áreas lingüísticas" dentro del grupo, pero Josserand (1983: 457) considera que hay más de 12 lenguas mixtecas que no son inteligibles entre sí, divididas en varios dialectos cada una de ellas. El Inali (2005) registra 15 autodenominaciones de la lengua en sendas variantes, incluyendo formas tan disímiles como **tu'un savi**, **ña ma va'a** y **snuu vico**. Más aún, el *Catálogo* del Inali (2007) reconoce 81 variantes, lo que la sitúa en el primer lugar de diversidad interna entre las agrupaciones lingüísticas del país; la misma fuente consigna nombres propios distintivos para muchas de ellas. El mapa que acompaña este capítulo enumera y ubica todas las variantes reconocidas por el Inali (2007). El territorio mixteco es sumamente diverso, incluyendo grandes zonas originalmente cubiertas de bosques de pino y encino, bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios, chaparrales y matorrales xerófitos, además de áreas reducidas de bosque mesófilo de montaña, bosque de abeto, palmares de *Brahea*, bosques de galería de *Taxodium* y otras asociaciones riparias, manglares y otros tipos de vegetación costera.

De Ávila (2004) reseñó la información disponible sobre el conocimiento tradicional de animales, hongos y plantas de los pueblos mixtecos de Oaxaca, registrada principalmente por lingüistas del ILV. A esas fuentes hay que agregar la investigación de Casas *et al.* (1994) sobre la etnobotánica mixteca de Alcozauca, Guerrero, junto con los datos aportados por los vocabularios de Xochapa (Stark *et al.* 2003) y Cuatzoquitengo (Casiano 2008), y el glosario de términos relacionados con el maíz en Alacatlatzala (Anderson 2001), en el mismo estado, así como el diccionario de Yutatió (Ojeda *et al.* 2003) en el distrito de Huajuapan, Oaxaca. El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: fichas 1873 y 2327) cita una tesis de licenciatura acerca de la herbolaria de Santa María Jicaltepec y otra con un enfoque etnobotánico sobre los recursos fitogenéticos en Acaquizapan, comunidades ambas del estado de Oaxaca. No obstante estos trabajos, la información etnobiológica sobre los pueblos mixtecos sigue siendo limitada, dada su gran variación interna y la heterogeneidad de su territorio. La Mixteca Alta de Oaxaca es el área mejor estudiada, mientras que la zona costera de Guerrero y las comunidades poblanas son prácticamente desconocidas.

La variante de Cuilapan, antiguo enclave mixteco en el Valle de Oaxaca, se extinguió recientemente; Josserand (1983) solo pudo registrar el léxico básico. De acuerdo con los datos del *Ethnologue*, la lengua mixteca más amenazada actualmente se habla en San Mateo Sindihui, en el distrito de Nochixtlán, Oaxaca, con 138 personas en 1990, todas ellas de edad avanzada. Otras variantes prioritarias para ser documentadas, porque son habladas únicamente por las generaciones mayores, son el mixteco de Chazumba en el norte de Oaxaca, el mixteco del sur de Puebla (Xayacatlán y otras comunidades vecinas a Acatlán de Osorio) y el mixteco de Tututepec en la costa de Oaxaca. Desde el punto de vista etnobiológico, las variantes de Ayutla de los Libres (Gro.), Yoloxóchitl (Gro.), San Juan Coatzospan (Oax.) y Cuyamecalco (Oax.) son de interés por ubicarse en áreas de alta diversidad biológica y por ser lenguas muy diferenciadas, colindantes con comunidades tlapanecas las dos primeras, y rodeadas de pueblos mazatecos y cuicatecos las segundas. También merece atención el mixteco de Chigmecatitlán y de Tlaltempan en el centro de Puebla, al parecer la lengua más divergente del grupo, con solo 23% de inteligibidad con la variante más próxima según el *Ethnologue*.

VII.5.2 *Cuicateco*. El Inali (2005) registra 13 425 hablantes, 11 035 de los cuales residen en 110 localidades dentro del área de ocupación histórica del grupo en las montañas al oriente de la Cañada de Cuicatlán en el norte de Oaxaca. La misma fuente cita la autodenominación **y'an**, "gente", y **nduudu**, "lengua". El *Ethnologue* distingue dos lenguas cuicatecas, la de Tepeuxila con 8 500 personas y la de Teutila con 10 000 en 1990; estima 88% de inteligibilidad de la segunda por parte de hablantes de la primera, pero solo 79% a la inversa. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce tres variantes: el cuicateco del centro (**dbaku/dibaku**), el del norte (**duaku/dubaku**) y el del oriente (**dbaku/dubaku**). El hábitat del grupo varía de bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófitos en la cañada a bosques de pino-encino en la sierra de los Pápalos, así como bosques mesófilos de montaña y bosques tropicales perennifolios en la zona de Teutila y Teotilalpan. De Ávila (2004) sintetiza la poca información etnobiológica acerca de este grupo incluida en un diccionario del ILV.

El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: ficha 2452) cita un trabajo acerca de las plantas medicinales de Santa María Tlalixtac. A esas referencias hay que agregar la tesis inédita de Solís (2006) sobre San Lorenzo Pápalo. Ubicadas en un área de alta heterogeneidad ambiental y gran diversidad biológica, las comunidades cuicatecas requieren más investigación.

VII.5.3 *Lenguas triques*. El Inali (2005) registra 20 712 hablantes, 13 445 de ellos en 77 localidades dentro de su territorio histórico en la Sierra Sur en el occidente de Oaxaca, con numerosos migrantes en el noroeste del país y en el Valle de México. Cita el nombre propio **nanj nï'inj**, "lengua", sin especificar a cuál variante corresponde. El *Ethnologue* distingue tres lenguas triques: la de Chicahuaxtla, con 6 000 personas (1982); la de Copala, con 15 000 (1990), y la de Itunyoso, con 2 000 (1983); estima 56% de inteligibilidad de la primera por parte de hablantes de la segunda, mientras que la tercera parece ser más cercana a la primera. Kaufman (2001: 84) las considera tres lenguas "emergentes" y calcula 10 siglos de divergencia entre ellas. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce cuatro variantes: triqui de San Juan Copala (**xnánj nu'a**), el de la media (**stnáj ni'**), el de la alta (**gui a'mi nánj nï'ïn**) y el de la baja (**tnanj ni'inj**). Las comunidades triques se asientan en el parteaguas entre las cuencas del Balsas, el Ometepec y el Verde; la vegetación natural del área incluye bosques húmedos de pino y encino y bosques mesófilos de montaña. De Ávila (2004) reseña los escasos datos etnobiológicos publicados en la literatura lingüística acerca de este grupo. A esa información hay que agregar los vastos materiales inéditos sobre animales y plantas recogidos por Barbara Hollenbach (com. pers. 2005) en Copala y su ensayo acerca del papel cultural de los animales (Hollenbach 1980). Christian Di Canio (com. pers. 2006) recopila actualmente un vocabulario en Itunyoso, incluyendo largas listas de términos biológicos. Las lenguas triques merecen más investigación por ser las más divergentes en la rama mixteca y por ubicarse en una zona biogeográfica altamente diversa y poco estudiada.

VII.6.1 *Lenguas popolocas*. Kaufman (2001: 83) estima que la diversificación de la subdivisión popoloca-zapoteca, que sitúa en el tronco oriental de la familia otomangue, representa 35 siglos de divergencia; dentro de ella, considera que la variación en la rama popoloca equivale a unos 2 400 años, al separarse primero el linaje mazateco. Calcula que la diferenciación de las lenguas restantes data de unos 12 siglos, con el ixcateco como la lengua más divergente; 400 años después iniciaría la diversificación del grupo chocholteco-popoloca, dentro del cual Kaufman distingue cuatro "lenguas emergentes": el popoloca del norte (Tlacotepec), el popoloca oriental (Metzontla y Atzingo), el popoloca occidental (Otlaltepec) y el chocholteco.

El Inali (2005) reporta 16 468 hablantes de las lenguas popolocas (**nguiva**, "nuestra lengua"), 13 379 de ellos asentados en 37 localidades dentro del área de distribución histórica del grupo en el centro y sur de Puebla. El *Ethnologue* reconoce siete lenguas popolocas: *1*] la de Coyotepec, con 500 personas (1990); *2*] la de Metzontla, con 2 000 (1990); *3*] la de Otlaltepec, con 3 000 (2000); *4*] la de Atzingo, con 5 000 (1991); *5*] la de Temalacayuca, con 4 729 (1994); *6*] la de Tlacoyalco, con 5 000 (1993), y *7*] la de Ahuatempan, con 4 000 a 5 000 (2000). Estima grados de inteligibilidad que varían de 52 a 84% entre comunidades dentro de las "lenguas emergentes" que delimita Kaufman, y de 8 a 35% entre éstas. El *Catálogo* del Inali (2007) distingue cuatro variantes: popoloca del norte (**ngiwa/ngigua**), del centro (**ngiba**), del oriente (**ngiwa/ngigua/ngiba**) y del poniente (**ngiba**). La vegetación natural del área comprende matorrales xerófitos, chaparrales y encinares a mayor altitud. Las únicas investigaciones etnobiológicas que conocemos sobre este grupo son las tesis inéditas de Mota (2003) y Torres (2004). El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: ficha 892) cita un trabajo acerca de las plantas medicinales y otras especies útiles de San Marcos Tlacoyalco. Los vocabularios de las variantes de Atzingo (Austin *et al.* 1995), Coyotepec (Barrera y Dakin 1978), Metzontla (Veerman-Leichsenring 1991) y Otlaltepec (Domínguez y Aguilar 1993) aportan algunos datos sobre la nomenclatura de animales y plantas. Kaufman y sus colaboradores documentan la lengua de Otlaltepec desde 1999 (Kaufman *et al.* sin fecha). Es apremiante estudiar con mayor profundidad el conocimiento etnobiológico en Metzontla, comunidad ubicada en una zona particularmente árida del Valle de Tehuacán, donde la lengua es hablada solo por personas ancianas.

VII.6.2 *Chocholteco*. El Inali (2005) registra 922 personas, 438 de ellas en 27 comunidades en el área histórica del grupo en los distritos de Coixtlahuaca y Teposcolula al norte de la Mixteca Alta de Oaxaca, y cerca de 400 migrantes en los valles de México y Puebla. El grupo es nombrado con frecuencia "chocho" en la literatura etnográfica, denominación que muchos hablantes consideran peyorativa; la lengua es designada por ellos como **ngigua**.

A diferencia del *Ethnologue*, que la considera una sola lengua, el *Catálogo* del Inali (2007) distingue tres variantes: chocholteco del oeste (**ngiba**), del sur (**ngigua**) y del este (**ngiba**). La vegetación natural del territorio incluye matorrales xerófitos, chaparrales y encinares junto con pastizales extensos cuyo posible origen antropogénico ha sido debatido. De Ávila (2004) resume los pocos datos publicados sobre el conocimiento etnobiológico del grupo; a esos estudios hay que añadir el trabajo de Mock (1977) y las investigaciones en curso de Juana López (com. pers. 2005) en Teotongo, que representa la variante dialectal más conservadora, y de Michael Swanton (com. pers. 2007), quien está recopilando el léxico de varias lenguas popolocanas. El chocholteco es una de las lenguas moribundas de México pues la mayoría de los hablantes son personas de edad avanzada y urge documentar su conocimiento del entorno natural.

VII.6.3 *Ixcateco*. Con base en el censo de 2000 del INEGI, el Inali (2005) reporta 535 hablantes, 21 de ellos en Santa María Ixcatlán en el distrito de Teotitlán del Camino en Oaxaca, el asentamiento histórico de este grupo. El hábitat ancestral comprende un gradiente altitudinal muy amplio en el talud occidental de la Cañada de Cuicatlán, que incluye matorrales xerófitos, palmares de *Brahea*, chaparrales y vegetación baja de *Juniperus* y *Quercus*. M. Swanton (com. pers. 2007) confirma que las cifras del INEGI son erróneas: quedan menos de 10 hablantes, todos ellos personas ancianas. El *Catálogo* del Inali (2007) registra la autodenominación **xwja**; Swanton (com. pers. 2008) aclara que dicho término se refiere a cualquier lengua y no es específico para la propia. De Ávila (2004) reseña los escasos datos etnobiológicos disponibles sobre esta lengua, una de las más amenazadas de México y por ello de alta prioridad para la investigación del conocimiento tradicional. Swanton (com. pers. 2008) documenta actualmente el léxico de los últimos hablantes, incluyendo la terminología para plantas y animales.

VII.6.4 *Lenguas mazatecas*. Kaufman (2001: 84) estima que la variación interna del "complejo mazateco" representa 1 000 años de diversificación y reconoce cuatro lenguas: la de Huautla y Mazatlán, la de Ayautla y Soyaltepec, la de Jalapa de Díaz y la de Chiquihuitlán. El Inali (2005) registra 214 477 personas, de las cuales 156 963 habitan en 557 localidades en el área histórica del grupo en el norte de Oaxaca y algunas comunidades limítrofes del sureste de Puebla;[29] la construcción de las presas de Temazcal y de Cerro de Oro desplazó a miles de personas a otras zonas de Oaxaca y Veracruz en la segunda mitad del siglo XX. El *Ethnologue* distingue ocho lenguas mazatecas, con las siguientes estimaciones demográficas en 1990-1994: *1*] mazateco de Tecóatl, con 34 000 personas; *2*] mazateco de Jalapa, con 15 500; *3*] mazateco de Chiquihuitlán, con 2 500; *4*] mazateco de Huautla, con 72 000; *5*] mazateco de Ixcatlán, con 11 000; *6*] mazateco de Soyaltepec, con 23 000; *7*] mazateco de Ayautla, con 3 500, y *8*] mazateco de Mazatlán, con 13 000. Cita grados de inteligibilidad de 40% a 80% entre variantes dentro de las cuatro agrupaciones que considera Kaufman, y de 5 a 47% entre éstas. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce 16 variantes de mazateco y cita sus autodenominaciones, que en la mayoría de los casos son distintivas. El territorio mazateco se extiende sobre formaciones calizas del Jurásico y del Cretácico que descienden hacia la planicie costera del Golfo, con un gradiente de vegetación de bosques húmedos de pino-encino y de *Cupressus* en las zonas más altas, bosques mesófilos de montaña en el área media y bosques tropicales perennifolios en las tierras bajas.

Como lo hace para otras lenguas oaxaqueñas, De Ávila (2004) resume la información disponible sobre el conocimiento etnobiológico mazateco. A pesar de ser un caso célebre desde los años cincuenta por su tradición chamánica ligada a los hongos sagrados y otros enteógenos, la mayor parte de los datos publicados hasta ahora se reducen a los nombres de plantas y animales recopilados en los trabajos lingüísticos. A esas fuentes hay que agregar el trabajo de Aguilar (1992) acerca del conocimiento de plantas y animales en Soyaltepec. El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: ficha 2316) cita una tesis profesional acerca de las plantas medicinales usadas en una comunidad mazateca, sin especificar cuál. La zona es de gran interés por la alta diversidad biológica del territorio y por la resistencia cultural del grupo, que mantiene uno de los índices más altos de monolingüismo indígena en el país.

VII.7.1 *Lenguas chatinas*. Kaufman (2001: 83) calcula que la variación dentro de la rama zapoteca representa 24 siglos de divergencia, al separarse primero el linaje chatino y al diversificarse unos mil años más tarde las lenguas zapotecas propiamente dichas. Distingue tres "lenguas emergentes" chatinas: la de Zenzontepec, la de Tataltepec y la de Yaitepec, pero no evalúa la profundidad temporal entre ellas. El Inali (2005) registra 40 722 hablantes; 37 089 de ellos viven en 234 localidades en su territorio histórico en los distritos de Juquila y Sola de Vega

en la Sierra Sur, en el suroeste de Oaxaca.[30] El *Ethnologue* reconoce seis lenguas y estima su población hacia 1990: *1*] chatino de la zona alta oriental (Lachao, Yolotepec), con 2 000 personas; *2*] chatino de Tataltepec, con 4 000; *3*] chatino de la zona alta occidental (Panixtlahuaca, Quiahije, Yaitepec), con 12 000 (año 2000); *4*] chatino de Zacatepec, con 1 000; *5*] chatino de Nopala, con 11 000, y *6*] chatino de Zenzontepec, con 8 000. Cita grados de inteligibilidad entre las primeras cinco que varían de 6 a 87%, mientras que la última parece ser más divergente aún. El *Catálogo* del Inali (2007) distingue de la misma manera seis variantes y consigna para todas ellas la autodenominación **cha' jna'a**. La vegetación natural del área incluye bosques de pino y encino y manchones de bosque mesófilo de montaña en la zona alta, con bosques tropicales caducifolios en las partes bajas de la cuenca del río Verde y bosques tropicales subcaducifolios hacia la costa del Pacífico.

De Ávila (2004) sintetiza los pocos datos etnobiológicos publicados acerca de este grupo, a lo que hay que agregar ahora el diccionario de Panixtlahuaca (Pride y Pride 2004), que aporta más información sobre la nomenclatura de animales y plantas, confirmando que su esquema de categorización es similar al de otras lenguas otomangues de Oaxaca. Kaufman y sus colaboradores estudian las variantes de Zenzontepec y Yaitepec desde 1995 y 1996 (Kaufman *et al.* sin fecha). Al igual que otros grupos de la región montañosa del sur Pacífico, los pueblos chatinos ameritan más investigación porque habitan un área de alta diversidad y endemismo biológico que ha recibido poca atención.

VII.7.2 *Lenguas zapotecas*. El Inali (2005) reporta 452 818 personas, de las cuales 362 965 residen en 1 186 comunidades representadas en su cartografía dentro del área de ocupación histórica del grupo en Oaxaca y la zona de Playa Vicente, Veracruz. Kaufman (2001: 83) distingue cuatro áreas lingüísticas y 12 lenguas zapotecas, mientras que el *Ethnologue* reconoce 58 lenguas distintas.[31] Smith Stark (2003), quien ha realizado los trabajos más acuciosos para clasificar la variación en este grupo, hace notar que solo la mitad de las comunidades donde se hablan estas lenguas han sido estudiadas, y es probable que existan variantes aún no caracterizadas; su investigación agrega seis más a la lista del *Ethnologue*. Estima en 17 siglos la divergencia entre las más diferenciadas. Identifica las innovaciones fonológicas que permiten esclarecer la secuencia de ramificación dentro del grupo: *1*] el solteco, que se extinguió en el siglo XIX, representa la forma más cercana al linaje basal; *2*] las lenguas de Totomachapan, San Pedro el Alto y Lachixío, designadas como "zapoteco occidental", las cuales carecen de ciertos rasgos derivados que comparten *3*] todas las demás variantes, denominadas "zapoteco medular". Dentro de éstas, Smith Stark distingue cuatro grandes agrupaciones: *a*] el papabuco, que incluye las lenguas de Elotepec, Zaniza y Texmelucan; *b*] el zapoteco de la Sierra Sur, que comprende las variantes habladas en los distritos de Ejutla, Miahuatlán, Pochutla y el área occidental de Yautepec; *c*] el zapoteco central, conformado por las lenguas del Valle de Oaxaca (recuadro 16.1), Los Albarradas, Quiatoni, el Istmo y la zona nororiental de Yautepec; *d*] el zapoteco de la Sierra Norte, que abarca las variantes habladas en los distritos de Ixtlán, Villa Alta y Choapan.

El *Catálogo* del Inali (2007) distingue 62 variantes y registra las autodenominaciones respectivas, la mayoría de las cuales son distintivas; el mapa que acompaña a este capítulo las enumera y ubica. Al distribuirse en un área tan extensa, las comunidades zapotecas ocupan terrenos donde está representada una gran diversidad de tipos de vegetación: bosques de pino-encino y de *Abies* en las zonas altas; bosques mesófilos de montaña, chaparrales, palmares de *Brahea*, bosques de galería de *Taxodium* y otros tipos de vegetación riparia en los amplios valles a altitudes medias; bosques tropicales perennifolios en las tierras bajas hacia el Golfo y en el área de Loxicha en la Sierra Sur; bosques tropicales caducifolios en la costa del Pacífico y en las cuencas altas del Papaloapan, el Tehuantepec y el Verde; bosques espinosos, palmares de *Sabal* y manglares en la planicie costera del Istmo.

De Ávila (2004) reseña diversos estudios lexicográficos y etnobiológicos que aportan información acerca del conocimiento tradicional de animales, hongos y plantas en estas lenguas. A esas fuentes se debe añadir el diccionario de la variante de San Pablo Yaganiza (Méndez *et al.* 2004) y la documentación en curso de 10 lenguas zapotecas por parte de Kaufman y sus colaboradores (sin fecha). Frei *et al.* (1998) estudiaron el uso de las especies medicinales en la zona de Petapa y Hunn (2002) evaluó la adquisición de conocimiento sobre las plantas entre los niños de San Juan Mixtepec. El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: ficha 854) cita un trabajo sobre el conocimiento de los animales en Santiago Xanica en la Sierra Sur. Alfredo Saynes (com. pers. 2006) ha iniciado una investigación etnobotánica doctoral sobre el zapoteco istmeño, lengua que domina. Décadas atrás, Brown y Chase (1981) realizaron un estudio etnozoológico breve en la misma zona. El volumen editado por Marcial (2005)

Recuadro 16.1 Plantas, animales y hongos en el zapoteco de Güilá

Ausencia López Cruz, Alejandro de Ávila Blomberg

San Pablo Güilá es una agencia municipal de Santiago Matatlán en el distrito de Tlacolula, en los valles centrales de Oaxaca. Según el *Ethnologue*, la lengua zapoteca de Güilá era hablada en 1990 por 9 500 personas en los municipios de San Dionisio Ocotepec y Matatlán, si bien la cabecera de este último habla la lengua de Mitla, de acuerdo con la misma fuente. Como todos los miembros de la familia otomangue, la variante de Güilá es una lengua tonal; usamos el acento agudo para transcribir el tono alto (como en **dóob**), el acento grave para el tono bajo (por ejemplo, **gyàag**) y el circunflejo para el descendente (verbigracia, **bgwâa**). El tono medio no va marcado. El saltillo denota una vocal laringealizada, ya sea breve como en **bè'kw**, o larga como en **kwàa'n**. Una **-y** final indica que la consonante nasal o dental que la antecede se palataliza, por ejemplo en **máany** y en **gíidy**. La i tachada (ɨ) representa una vocal alta central que no existe en español, como en **ptsɨɨ.**

En el zapoteco de Güilá no hay un término general equivalente a "planta"; tampoco existe un sufijo para marcar a la tercera persona que se refiera específicamente a los vegetales o a un grupo de ellos, como lo hay en otras lenguas otomangues, sino que se usa el sufijo **-ní**, que se aplica a las cosas y a los seres inanimados. Por ejemplo, la frase **rndyènní**, "[la planta] nace, germina", muestra ese sufijo. La mayoría de las plantas se designan con un binomio, que consta de un marcador genérico más un epíteto específico. El término **gyàag**, "árbol, palo, madera", precede los nombres de las especies arbóreas, como es el caso de **gyàag bxìiw**, una clase de encino (*Quercus* sp.), donde **bxìiw** es el nombre específico. Otras plantas leñosas que en español no se consideran árboles también llevan ese marcador, como **gyàag pkíi**, "carrizo" (*Arundo donax*), y **gyàag ptsɨɨ**, "pitayo" (*Stenocereus* sp.), donde **pkíi** y **ptsɨ́ɨ** son los nombres de la especie y del fruto, respectivamente. El término **kwàa'n** nombra a un grupo de plantas herbáceas y arbustivas cuyas hojas y tallos sirven como alimento o remedio. Un ejemplo es **xkwàa'n bɨ́ny gèe'l**, un arbusto que se usa para curar el espanto, donde el prefijo **x-** es el posesivo de tercera persona, **bɨ́ny** es el clasificador de seres humanos y **gèe'l** es "noche"; el nombre de la planta podría traducirse como la yerba de la gente nocturna o de las criaturas de la oscuridad. Otro ejemplo son los quintoniles (*Amaranthus hybridus*), **kùnyà' blàas**: **kùn** es una forma reducida de **kwàa'n**, y **yà'** es "verde, crudo"; **kùnyà'** designa a las guías de calabaza, es decir, los tallos y hojas tiernas comestibles de esa planta, mientras que **blàas** es el nombre específico de los quintoniles. No todos los quelites van marcados con **kwàa'n**: el chepiche, **láyùu's** (*Porophyllum tagetoides*), deriva su nombre del huaje, **lâ'** (*Leucaena* spp.), como en algunas lenguas mixtecas. Varias plantas pertenecen a la categoría **gyèe'**, "flor", como es el caso de las especies que se ofrendan el Día de Muertos, **gyèe' túgûul** (literalmente, "flor [de] difunto"), que es una especie silvestre de *Tagetes*, y

incluye información del zapoteco del Istmo y de San Baltasar Chichicapan en el distrito de Tlacolula.

En un trabajo innovador, González (2001) analiza el conocimiento sobre las plantas cultivadas y las especies arvenses en relación con la productividad agrícola, la alimentación y la economía global en Talea de Castro, que corresponde al zapoteco del Rincón en la clasificación del *Ethnologue*. Garibay-Orijel *et al.* (2007) han evaluado la importancia cultural de los hongos comestibles en Ixtlán en relación con su disponibilidad; su metodología se basó en un cuestionario en español, puesto que el zapoteco de Juárez ya no se habla en la comunidad. Hunn (2008) publicará próximamente la investigación etnobiológica más amplia realizada hasta ahora sobre una lengua otomangue, resultado de 15 años de trabajo en San Juan Mixtepec en el distrito de Miahuatlán. Su estudio incluye 453 categorías genéricas indígenas para plantas (que comprenden 843 taxones terminales y corresponden a 1 065 especies lineanas), 18 para hongos, 127 para invertebrados, 21 para peces-anfibios-reptiles, 69 para aves y 32 para mamíferos conocidos en esa comunidad hablante del zapoteco de Mixtepec, conforme al *Ethnologue*. Esta publicación inaugurará un formato novedoso en la literatura acerca del conocimiento tradicional de la diversidad biológica de México puesto que el volumen impreso irá acompañado de un CD con las listas de especies y con hipervínculos a más de 1 000 imágenes, grabaciones en audio, mapas y tablas. La estructura ha sido diseñada para que la información pueda ser corregida y ampliada. El autor establece así un modelo para futuras investigaciones etnobiológicas en el país. Según las cifras demográficas del *Ethnologue*, hay al menos seis lenguas zapotecas próximas a desaparecer: las de San Agustín Mixtepec, Asunción Mixtepec, Tejalapan, Tlacolulita,

gyèe' bgwâa (donde parece haber una relación etimológica con **bgwàa**, "nudo"), el cempazúchil cultivado (*Tagetes erecta*). Otro ejemplo es la azucena del campo, **gyèe' chìi** (*Milla biflora*); **chìi** es la tarde, y la flor recibe ese nombre porque se abre al atardecer. **Dóob**, "maguey", y **byáa'**, "nopal", marcan grupos más reducidos de especies, mientras que otras plantas no muestran ninguno de los clasificadores generales, particularmente las de mayor importancia cultural, como **gèel**, "maíz"; **bsàa'**, "frijol"; **gìt**, "calabaza"; **gùu**, "camote", y **nìt**, "caña". **Xíi'x**, los chepiles (*Crotalaria pumila*), la especie arvense consumida con mayor frecuencia como quelite, prescinden igualmente de un genérico. **Gìixyà'**, "pasto", deriva de **gìix**, "rastrojo, basura, todo lo que no sirve", y **yà'**, "crudo, verde".

A diferencia de las plantas, los animales cuentan con un término universal, **máany**, y un sufijo pronominal específico, **-má**. **Ráalmá**, "nace [el animal]", y **ráalrámá**, "nacen [los animales]", contrastan con **ráalbí**, "nace [la persona]" y **ráalrabí** (plural). Pocos nombres zoológicos, sin embargo, van precedidos por un clasificador. **Bà-** parece marcar a los animales que pican, como **bàwnù'**, "alacrán", **bàsêer**, "abeja de miel, abeja de enjambre", y **bàsgîi**, "avispa", de la cual se reconocen distintas clases, como **bàsgîi xnyâa**, un avispa grande colorada (**xnyâa** = "rojo"), **bàsgîi ngás**, una avispa pequeña negra (**ngás** = "negro"), y **bàsgîi bínd**, una avispita negra y amarilla (**bínd** = "pinto"). **Bè'ld**, "culebra, gusano", genera el nombre de algunos anélidos y larvas de lepidópteros, como **bè'ld yùu**, "lombriz" (**yùu** = "tierra"), **bè'ld dóob**, "gusano de maguey" (*Hypopta agavis*), y **bè'ld sè'**, "gusano de elote". **Bèld**, casi homófono, significa "pez". **Blywàa'**, "coralillo" (*Micrurus* sp.), y **bìis**, "víbora de cascabel" (*Crotalus* spp.), no incorporan el clasificador **bè'ld**, como podría esperarse.

La mayoría de los animales en diversos grupos taxonómicos carecen de un clasificador, como lo indican los siguientes ejemplos: **bséeny**, "venado" (*Odocoileus virginianus*); **béew**, "coyote"; **bè'kw** , "perro"; **bích**, "gato"; **gíidy**, "pollo, gallina"; **gúur**, "guajolote"; **béch**, "zopilote" (*Coragyps atratus*); **bráaw**, "lagartija"; **bées**, "sapo"; **blaasy**, "mosca"; **xa'kw**, "cucaracha". En algunos casos, el nombre de una especie introducida ha dado origen a una categoría más amplia, donde han quedado inscritas algunas especies nativas, como lo muestra el armadillo, **kúuch bìgòpy** (*Dasypus novemcinctus*), que es agrupado nominalmente con el cerdo, **kúuch**; **bìgòpy** es su nombre específico.

La mayoría de los macromicetos se designan con el término genérico **bê'**, "hongo", y al referirse a ellos se usa el sufijo -**má**, el mismo que se aplica a los animales, porque los tejidos de las estructuras reproductivas de las especies comestibles semejan la carne. La glosa **rndyènmá**, "nace [el hongo]", agrega dicho sufijo al verbo que significa "germinar, brotar" y que se emplea también para las plantas. Dos ejemplos marcados con **bê'** son **bê'láan**, un hongo grande comestible que es café por fuera y negro por dentro, lo cual explica el nombre, pues **láan** es "tizne", y **bê'gìixgyèe**, hongos pequeños que no se comen y que nacen en las cañas del maíz. Como en otras lenguas de Oaxaca, el huitlacoche, **bàsgîi** (*Ustilago maydis*), no se relaciona con los hongos, y tampoco el moho, atestiguado por la expresión **kwàabèení**, "se enlama" (literalmente, "[a algo] se le pega moho"), donde aparece de nuevo el sufijo -**ní**, propio de los seres inanimados.

Elotepec y Totomachapan.[32] Las tres últimas son variantes muy divergentes, con grados muy bajos de inteligibilidad con las lenguas más cercanas y se ubican en la Sierra Sur, área de alta diversidad biológica poco estudiada. El trabajo de Smith Stark (2003) indica que el zapoteco de Totomachapan es la rama viva más cercana a la base en la genealogía de estas lenguas, y tiene por ello una alta prioridad de investigación.

VIII Seri

El pueblo seri, que se llama a sí mismo **konkaak** ("las personas"), ocupa una estrecha franja del desierto sonorense en la costa del Mar de Cortés. El Inali (2005) registra 458 hablantes de la lengua, de los cuales 356 viven en dos asentamientos históricos del grupo. Tanto el *Ethnologue* como el *Catálogo* del Inali (2007) reconocen una sola forma; la segunda fuente registra la autodenominación **cmiique iitom**. El área está cubierta por matorrales xerófitos y vegetación costera. La orientación cultural hacia los recursos marinos distingue a los seris de otras sociedades de recolectores y cazadores que ocuparon las zonas áridas del norte de México. Su modo de subsistencia preagrícola suscitó desde el siglo XIX el interés de los investigadores, especialmente antropólogos norteamericanos radicados en las universidades de Arizona y California. Como resultado, el conocimiento seri de la naturaleza es probablemente el caso mejor documentado en todo el país.

Los estudios etnobiológicos sobre este grupo se inician con las notas etnobotánicas de Dawson (1944) y el reporte etnozoológico de Malkin (1956). A lo largo de los años setenta, Felger y Moser publicaron una serie de trabajos sobre el uso y conocimiento seri de los agaves (1970), el

mezquite (1971) y las cactáceas columnares (1974a), su farmacopea (1974b) y sus plantas alimenticias (1976), la cual culminó con un hermoso volumen sobre la etnobotánica seri en general (1985). Posteriormente, Moser y Marlett han recopilado el léxico sobre mamíferos (1998) y plantas (1999). Más recientemente, Nabhan (2003) publicó sus investigaciones relacionando el conocimiento seri sobre las tortugas marinas con su poesía, su música y sus artes plásticas; un libro original que esperamos inspire una nueva línea de trabajo interdisciplinario. Luque Agraz (trabajo citado en AIMAC 2007) estudia actualmente la apropiación konkaak de los recursos naturales desde la perspectiva de la ecología política. La etnobiología seri es un caso excepcional en México donde la ciencia indígena ha sido documentada a profundidad, con enfoques disímiles pero complementarios.

IX Tarasco

Los **p'urhepecha**, como se nombran a sí mismos,[33] son herederos de una de las formaciones sociopolíticas más vigorosas en México a la llegada de los europeos, y constituyen todavía uno de los grupos de mayor vitalidad cultural en el país, no obstante la retracción marcada de su territorio y población hablante de la lengua en los últimos dos siglos. El Inali (2005) registra 121 409 personas, de las cuales 95 905 residen en 145 comunidades dentro del área de distribución histórica del grupo. Los autores del *Ethnologue* consideran que la variación dialectal en la zona purépecha es suficientemente marcada para diferenciar como una lengua distinta la variante que se habla en la zona alta occidental, sin ofrecer una estimación poblacional. La misma fuente estima 60% de inteligibilidad de la variante del lago de Pátzcuaro por parte de los hablantes de la primera. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce una sola forma de la lengua **p'urhepecha/p'orhepecha**. La mayor parte de las comunidades se ubica en terrenos volcánicos del Terciario superior y del Cuaternario por encima de los 1 800 metros de altitud, cubiertos originalmente por bosques de pino y encino, con tulares y otros tipos de vegetación ribereña en torno a lagos y ciénegas.

Los estudios sobre el conocimiento purépecha de los seres vivos aún son parciales, no obstante la importancia del grupo. Los trabajos que conocemos se centran en la cuenca de Pátzcuaro, donde Mapes (1981) y Mapes *et al.* (1981) documentaron los usos y la clasificación de los hongos; Caballero y Mapes (1985) la recolección de diversos recursos silvestres, y Argueta (1988) la nomenclatura y utilización de los animales. Alarcón-Cháires (2005a) es autor de una síntesis del conocimiento purépecha de la naturaleza. Argueta (2008) ha publicado recientemente un trabajo etnozoológico más amplio que no logramos revisar al cierre de esta edición. El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: fichas 1708, 1738 y 1831) cita dos estudios sobre plantas medicinales y etnobotánica en la Sierra Tarasca, una visión etnoecológica del conocimiento y manejo purépecha de la naturaleza, y un análisis etnolingüístico de los hongos en la zona de Patamban. Los vocabularios contemporáneos de esta lengua (Velásquez 1978; Medina y Alveano 2000) aportan datos adicionales acerca de la terminología etnobiológica. Hace falta profundizar en la investigación etnobotánica y ampliar los estudios a las comunidades occidentales de la Meseta Purépecha y la Cañada de los Once Pueblos.

X Familia totonaca

Kaufman (2001: 80) calcula que la variación interna de esta familia representa 26 siglos de divergencia, y reconoce dos lenguas o "áreas lingüísticas", la totonaca y la tepehua. El autor documenta varios préstamos totonacos en otras lenguas mesoamericanas, incluyendo algunos nombres de plantas[34] y animales. Con base en la evidencia de esos y otros préstamos que corresponden a ámbitos semánticos diferenciados socialmente, Kaufman propone que la población "de base" en la ciudad de Teotihuacan hablaba totonaco, mientras que la élite se comunicaba en una lengua mixezoque.

X.1 *Lenguas totonacas*. Kaufman distingue cuatro "dialectos": el de Misantla, el de la sierra (con dos variantes, Coatepec y Zapotitlán), el de Xicotepec y el de Papantla. No ofrece una estimación del tiempo de diversificación entre ellos. El Inali (2005) reporta 240 034 hablantes de **tutunaku**; de ellos, 193 293 viven en 826 localidades en el Totonacapan histórico, que cubre el centro y norte de Veracruz y el norte de Puebla. La mayoría de los migrantes residen en el Valle de México. El *Ethnologue* reconoce ocho lenguas totonacas, con gran disparidad demográfica, citando estimaciones de la población realizadas entre 1982 y 2000: *1*] la de Yecuatla, con 500 personas, todas ellas adultos mayores; *2*] la de Filomeno Mata y Coahuitlán, con 15 108; *3*] la de Coyutla, con 48 062; *4*] la de Xicotepec, con 3 000; *5*] la de Papantla, con 80 000; *6*] la de la sierra, con 120 000; *7*] la de Patla y Chicontla, con 6 000, y *8*] la de Ozumatlán, con 4 000. Estima grados de inteligibilidad que varían de 40%, entre Papantla y la sierra, a 80% entre Ozumatlán y Xicotepec. El *Ethnologue*

no registra la variante más sureña de Jilotepec y de Landero y Cos en Veracruz, de la cual parecen quedar algunos hablantes ancianos. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce siete variantes: totonaco del sureste (**laakanaachiwíin**), central del norte (**tachaqawaxti/tutunakuj/tachiwiin**), del cerro Xinolatépetl (**kintachiuinkan**), central alto (**tutunáku**), de la costa (**lichiwin tutunaku**), del río Necaxa (**totonaco**) y central del sur (**tutunáku/tutunakú/totonaco**). La vegetación original del área incluye bosque tropical perennifolio, encinares tropicales, bosque mesófilo de montaña y bosques húmedos de pino y encino en las zonas más altas.

A pesar de constituir uno de los grupos más numerosos del centro del país, hemos encontrado poca información etnobiológica publicada sobre los pueblos totonacos. Kelly y Palerm (1952) registraron los nombres indígenas y los usos de varias plantas en su estudio acerca de la subsistencia y la tecnología en El Tajín, que corresponde a la lengua de Papantla conforme al *Ethnologue*. La Dirección General de Culturas Populares (1988) editó un trabajo acerca de la herbolaria y la etnozoología en la misma zona. Chacón (1988) investigó el conocimiento tradicional de los hongos en una comunidad del municipio de Papantla. Martínez Alfaro (1984) estudió las plantas medicinales usadas en Tuzamapan de Galeana en la Sierra Norte de Puebla, y recopiló junto con sus colaboradores (1995) la nomenclatura totonaca y los usos de diversas especies vegetales en esa región. En contraste con la parvedad de las publicaciones acerca del grupo, el *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001) cita varias investigaciones inéditas realizadas en el Totonacapan: siete tesis de licenciatura sobre plantas comestibles en Tuzamapan (ficha 261), etnoherpetología de Tepango de Rodríguez (fichas 1098 y 1111), plantas medicinales de comunidades totonacas de la Sierra de Puebla (ficha 1103), percepción botánica en Zozocolco de Hidalgo (ficha 1876), herbolaria en el municipio de Misantla (ficha 2544), flora medicinal de Coxquihui (ficha 2702) y plantas comestibles en Zapotitlán de Méndez (ficha 2737), y dos tesis de maestría acerca de las plantas útiles de la zona costera (ficha 1081) y los recursos fitogenéticos de una comunidad no especificada (ficha 798). Los diccionarios publicados por el ILV para las variantes de Papantla (Aschmann y Dawson 1973), Xicotepec (Reid y Bishop 1974) y la sierra (Aschmann 1983) proporcionan información adicional. El estudio de MacKay y Trechsel (2005) sobre la lengua de Misantla (totonaco de Yecuatla, en la clasificación del *Ethnologue*) aporta algunos datos. Kaufman y sus colaboradores compilan el léxico de la variante de Zapotitlán desde 2000 (Kaufman *et al.* sin fecha). El grupo totonaco representa uno de los huecos mayores en la documentación del conocimiento indígena sobre la diversidad biológica en México. La variante de Landero y Cos, cerca de Xalapa, tiene una alta prioridad de investigación por estar muy próxima a desaparecer.

X.2 *Lenguas tepehuas*. Kaufman distingue tres dialectos tepehuas, los de Tlachichilco, Huehuetla y Pisaflores, pero no evalúa el grado de divergencia entre ellos. El Inali (2005) registra 9 435 personas, 7 268 de ellas en 35 localidades en el hábitat histórico del grupo en el norte de Veracruz, oriente de Hidalgo y extremo norte de Puebla.[35] El *Ethnologue* reconoce como lenguas las mismas variantes que distingue Kaufman, y reporta 3 000 hablantes de la de Huehuetla, 4 000 de la de Pisaflores y 3 000 de la de Tlachichilco, según estimaciones de 1982 y 1990. Cita grados de inteligibilidad que varían de 37 a 40% entre las dos últimas y de 59 a 70% entre las primeras. El *Catálogo* del Inali (2007) distingue las mismas variantes que Kaufman y el *Ethnologue*, el cual las designa como tepehua del sur (**lhiimaqalhqama'/lhiima'alh'ama'**), del norte (**lhichiwíin**) y del oeste (**lhiimaasipijni/liimasipijni**). La vegetación natural del área tepehua corresponde a bosques tropicales perennifolios y bosques mesófilos de montaña. No hemos encontrado un solo trabajo etnobiológico publicado sobre este grupo, como tampoco conocemos un vocabulario tepehua medianamente extenso, si bien Kaufman y sus colaboradores estudian la variante de Huehuetla desde 1999 (Kaufman *et al.* sin fecha). El *Atlas Etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: ficha 1123) cita una tesis profesional acerca de las plantas medicinales usadas por tres grupos étnicos en Mecapalapa, Puebla, donde viven algunos hablantes de tepehua. Se trata nuevamente de un caso con alta prioridad para la investigación; la vigencia de la lengua entre los jóvenes permite plantear estudios a largo plazo.

XI Familia yutonahua

El *Ethnologue* enumera 61 lenguas en esta familia,[36] la quinta más pródiga en el continente americano según sus criterios de clasificación. Los cálculos glotocronológicos sitúan la diversificación del proto-yutonahua hace unos 5 000 años (Campbell 1997: 133), con una división inicial en una rama norteña y otra sureña. La primera daría origen a las lenguas numic (habladas en el altiplano de Oregon-Idaho-Nevada-Utah y las grandes planicies en

Oklahoma y Texas) y takic (habladas en el sur de California), más el hopi de Arizona y el tübatulabal de California. De la segunda derivaría el grupo pima-tepehuán de Sonora, Arizona, Chihuahua y Durango; las lenguas tarahumara-cáhita de Chihuahua, Sonora y Sinaloa, y el grupo cora-huichol-náhuatl del occidente y centro de México. El hábitat del proto-yutonahua habría abarcado Arizona y el noroeste de México; tiempo después, la rama sureña se habría diferenciado en las estribaciones de la Sierra Madre, entre los ríos Mayo y Sinaloa (Campbell 1997: 137). Hill (2001), sin embargo, encuentra evidencia léxica para proponer que la lengua ancestral era hablada por una comunidad que cultivaba maíz en el centro de México, y la diferenciación de la familia obedecería a la expansión de esa población agricultora hacia el noroeste.

Kaufman (2001: 86) considera que la variación interna de la división norteña del *phylum* yutonahua representa 34 siglos de divergencia, 500 años menos de los que estima para la diversificación de la división sureña. A diferencia de Campbell, Kaufman distingue dos linajes dentro de ésta: la rama nahua, que incluye al pochuteco y al náhuatl, y la rama sonorense, en la cual ubica al grupo cora (cora y huichol), al grupo tarahumara-guarijío, al grupo odami o tepima (pápago, pima y las lenguas tepehuanas) y al extinto grupo ópata (ópata-jova y eudeveheve). Clasifica al tubar y al cáhita (yaqui y mayo) como lenguas aisladas dentro de la rama sonorense. Considera que la variación interna de la rama nahua, al igual que la divergencia entre cora y huichol, equivale a unos 15 siglos, y que las diferencias entre tarahumara y guarijío representan unos 700 años de evolución independiente, pero no ofrece estimaciones temporales para las demás agrupaciones yutonahuas meridionales.

XI.1.1 *Pápago.* Kaufman (2001: 87) reconoce como una sola lengua, que designa **o'odam**, las variantes que hablan la gente pima del Valle del Gila en Arizona (**akimel o'odam**, "personas del río") y la gente pápago del desierto sonorense (**tohono o'odam**, "personas del desierto").[37] El Inali (2005) registra 141 hablantes en México, de los cuales solo 33 residen en 13 localidades dentro del hábitat histórico del grupo. Al reclamar sus derechos a la binacionalidad, muchas familias que antiguamente vivían al sur de la frontera se han mudado a la porción estadunidense del territorio ancestral. El *Ethnologue* cita 11 819 hablantes de ambas variantes dialectales en Arizona en 1990. La mayor parte del área pápago en el noroeste de Sonora está cubierta todavía por vegetación primaria, consistente en diversos tipos de matorrales xerófitos, en los que sobresalen poblaciones extensas de saguaro (*Carnegiea gigantea*) y pitayo (*Stenocereus thurberi*), cactáceas arborescentes de gran importancia cultural.

Las comunidades de pápagos y pimas del norte probablemente son el caso mejor documentado en la literatura etnobiológica sobre las lenguas yutonahuas, comenzando con la investigación de Castetter y Underhill (1935) en la década de 1930, seguida por Curtin (1984, publicación original de 1949). Mathiot (1964) y Pilcher (1967) estudiaron la taxonomía indígena y las clases nominales en la variante **tohono o'odham**. Felger *et al.* (1992) y Nabhan *et al.* (2000) se enfocaron en la etnobotánica y la etnoecología del mismo grupo, mientras que Rea (1997) investigó el conocimiento de las plantas entre los pimas del Gila. Este autor también ha documentado la etnozoología de los grupos pimanos septentrionales en general (incluyendo los pimas de Chihuahua y Sonora), relacionando sus tabúes alimenticios con la fauna del hábitat ancestral (Rea 1981), y detallando su conocimiento de los mamíferos (Rea 1998) y las aves (Rea 2007). Nabhan (2002) articula diversos rasgos de la cultura **tohono o'odam** con la historia natural del desierto sonorense en una publicación de gran calidad literaria. Saxton *et al.* (1999) han compilado un diccionario de ambas variantes dialectales. En contraste con la abundancia de información disponible en inglés sobre estos grupos, no conocemos un solo trabajo etnobiológico acerca de las comunidades pápagos de Sonora editado en México.

XI.1.2 *Pima bajo.* Kaufman (2001: 87) y Campbell (1997: 134) reconocen al pima hablado en Sonora y Chihuahua como una lengua distinta del **o'odam**. Las fuentes coloniales se refieren a este grupo como névome; la designación propia para la lengua es **o:b no'ok**.[38] El Inali (2005) registra 741 hablantes, de los cuales 593 viven en 70 localidades en el hábitat ancestral del grupo en la Sierra Madre Occidental, en la zona limítrofe central de Sonora y Chihuahua. Algunos autores distinguen dos variantes dialectales, la que se habla en la zona de Yécora y Maicoba en Sonora, y la que se habla en Yepáchic, Chihuahua. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce tres variantes: pima del norte (**oob no'ok**), del sur (**oob no'ok**) y del este (**obnók**). La vegetación natural en la mayor parte del área corresponde a bosques de pino y encino. El estudio de Pennington (1980) sobre la cultura material de las comunidades pimas de Sonora incluye información etnobiológica cuantiosa, complementando su estudio previo (1973a) acerca de las plantas medicinales utilizadas en las comunidades de Chihuahua. Laferriere y colaboradores

(Laferrière *et al.* 1991; Laferrière 1991a, 1991b, 1995) investigaron sobre el conocimiento y uso de las plantas y los hongos, la alimentación y la tecnología de subsistencia en la zona de Yepáchic. Reina y Van Devender (2003) han comenzado un proyecto etnobotánico en Maicoba. Rea (1998, 2007) incluye información sobre los "pimas de la montaña" en sus monografías etnozoológicas. Se conserva un vocabulario névome (considerado por Estrada una variante extinta del pima bajo) compilado hacia 1660; la fuente contemporánea más extensa que hemos encontrado del léxico de esta lengua es el estudio de Estrada (1998) en Yepáchic. La documentación del conocimiento tradicional de este grupo es relativamente amplia gracias a los trabajos realizados por investigadores norteamericanos, principalmente.

XI.1.3 *Tepehuán del norte.* En la clasificación de Kaufman (2001: 87), esta lengua, el tepehuán del sur y el extinto tepecano conforman el "área lingüística tepehuana", de la misma manera que el pima bajo y el **o'odam** integran el "área lingüística pimana". El Inali (2005) registra 5 048 hablantes que viven en 302 localidades en el hábitat histórico del grupo en la Sierra Madre Occidental, en el extremo suroeste de Chihuahua. Tanto el *Ethnologue* como el *Catálogo* del Inali (2007) reconocen una sola forma de esta lengua, que la segunda fuente designa como "tepehuano del norte", con la autodenominación **odami**. La vegetación natural del área incluye bosques de pino y encino en la zona alta, con bosques tropicales caducifolios y vegetación riparia en los profundos cañones hacia el occidente. El libro de Pennington (1969) sobre la cultura material del grupo, documentado meticulosamente, incluye abundante información etnobiológica. El autor había publicado previamente un artículo sobre el uso medicinal de diversas plantas (Pennington 1963b). No conocemos trabajo alguno más reciente en esta zona, una de las prioridades para la investigación en el noroeste del país. Tampoco hemos encontrado un vocabulario que recoja el léxico animal y vegetal de esta lengua.

XI.1.4 *Tepehuán del sur.* Las 15 774 personas pertenecientes a este grupo, que se nombran a sí mismas **o'dam**, habitan en 474 localidades representadas en los mapas del Inali (2005) en la Sierra Madre Occidental, en el suroeste de Durango y las zonas limítrofes de Zacatecas, Nayarit y Sinaloa. El *Ethnologue* distingue dos lenguas en esa región: el tepehuán del sureste, hablado por 9 937 personas en la zona de Santa María Ocotán, y el tepehuán del suroeste, hablado por 8 187 personas en la zona de Lajas, Taxicaringa y Teneraca, según recuentos del año 2000. Estima 78% de inteligibilidad de la segunda lengua por parte de hablantes de la primera, pero solo 55% a la inversa. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce tres variantes: tepehuano del sur alto (**au'dam**) en el municipio de Pueblo Nuevo, Durango, y comunidades vecinas de Nayarit y Sinaloa; tepehuano del sur bajo (**o'dam**) en el municipio de Mezquital, Durango, y la zona colindante de Zacatecas, y tepehuano del sur central (**o'dam**) en Taxicaringa y comunidades aledañas. La vegetación predominante en el área son bosques de pino y encino, con bosques tropicales caducifolios en las laderas más bajas hacia el oeste. Se ha documentado el conocimiento tradicional sobre los hongos comestibles (González 1991) y los agaves (González y Galván 1992) en el suroeste de Durango, y se ha publicado un trabajo breve acerca de plantas silvestres usadas como alimento y medicina en el municipio de Huajicori, Nayarit (Gispert y Rodríguez 1999). El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: ficha 79) cita un trabajo previo de Rodríguez acerca de las especies medicinales usadas en tres comunidades coras y tepehuanes en Nayarit. Willett (1999) ha comenzado a recopilar un diccionario de la variante sureste, según la clasificación del *Ethnologue.* Los tepehuanes del sur o tepehuanos merecen una investigación más profunda por habitar un área extensa, ecológicamente heterogénea, y por ser uno de los pueblos más conservadores del país en términos culturales, junto con sus vecinos coras, huicholes y "mexicaneros" (hablantes de una lengua nahua).

XI.2.1 *Lenguas tarahumaras.* Kaufman (2001: 86) considera al tarahumara como una sola lengua, que forma un grupo junto con el guarijío dentro de la rama sonorense de la división meridional del *phylum* yutonahua, mientras que Campbell (1997: 134) agrupa al tarahumara-guarijío con el tubar, el cáhita y el ópata-eudeve como la segunda de tres ramas en dicha división. Kaufman estima que las diferencias entre tarahumara y guarijío representan siete siglos de divergencia lingüística. El Inali (2005) registra 75 545 personas **ralámuli**,[39] de las cuales 47 128 viven en 1 552 localidades en el territorio tradicional del grupo en la Sierra Madre Occidental, en el suroeste de Chihuahua; millares de migrantes se han establecido en la capital estatal, en Ciudad Juárez y en los estados vecinos.

El *Ethnologue* distingue cinco lenguas: *1*] tarahumara central o de Samachique, hablado por 55 000 personas en 2000; *2*] tarahumara de la zona baja occidental o de Rocoroibo, 15 000 (1990); *3*] tarahumara del norte o de Ariseachi, 300 personas de edad avanzada (1993); *4*] tarahumara

del sureste o de Chinatú (no proporciona información demográfica); 5] tarahumara del suroeste o de "Tubare", 100 (1983). Estima 45% de inteligibilidad de la primera y 25% de la segunda por parte de hablantes de la variante norteña. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce también cinco variantes: tarahumara del oeste (**rarómari raicha**), del norte (**ralámuli raicha**), de cumbres (**ralámuli raicha**), del centro (**ralámuli raicha**) y del sur (**rarámari raicha**). La vegetación natural del área comprende bosques de pino y encino, pastizales, comunidades de *Pseudotsuga*, *Abies* y *Picea* en las montañas más altas, y bosques tropicales caducifolios en los cañones y las laderas bajas hacia el occidente.

Los trabajos de Pennington acerca de la cultura material (1963a), el uso de plantas medicinales (1973b) y de venenos vegetales para pescar (1958) son, como las investigaciones del mismo autor entre los pimas bajos y los tepehuanes del norte, las publicaciones más extensas sobre el conocimiento de los recursos naturales de este grupo hasta la fecha. Bye (1976) enfocó su investigación doctoral en la etnoecología tarahumara y ha publicado una serie de trabajos seminales acerca del uso de los agaves (Bye *et al.* 1975), los enteógenos (Bye 1979), los quelites (Bye 1981) y las plantas medicinales (Bye 1986). Salmón (1995), académico norteamericano de origen *rarámuri*, ha estudiado varios remedios tradicionales en relación con su toxicidad; dedicó su tesis doctoral a la cognición y el léxico de las plantas (Salmón 1999). En fechas más recientes, Moreno (2002) ha comparado el conocimiento de los hongos entre comunidades de la zona alta, mientras que Casaus (2003) y Wyndham (citado en Mexico-North Research Network 2003) han investigado la transmisión de la información etnobotánica y el cambio cultural en las comunidades de Basíhuare y Choguita, en tanto Merrill (*idem*, 2003) ha documentado el conocimiento etnozoológico en Basíhuare y Norogachi, trabajos al parecer inéditos. Camou-Guerrero *et al.* (2008) abordan el saber acerca de las plantas desde una perspectiva de género. Los estudios léxicos más generales son limitados: Hilton (1993) publicó un diccionario del tarahumara de Samachique. Las variantes del norte y suroeste son prioritarias para la investigación etnobiológica por ubicarse en zonas ecológicamente contrastantes y por estar próximas a desaparecer.

XI.2.2 *Guarijío*. El Inali (2005) reporta 1 671 personas **warihó** ("gente"), 1 209 de ellas en 62 localidades en el territorio tradicional del grupo en la Sierra Madre Occidental, en el sureste de Sonora y extremo oeste de Chihuahua. El *Ethnologue* distingue dos variantes dialectales de esta lengua: la que hablan las comunidades en la zona más alta y la que hablan las personas que viven río abajo, llamadas **maculai**. El *Catálogo* del Inali (2007) reconoce de igual manera dos variantes: guarijío del norte (**warihó**) y del sur (**makurawe**). La mayor parte del área mantiene su cobertura vegetal natural, con bosques tropicales caducifolios, vegetación riparia a lo largo del río Chínipas y el alto Mayo, y bosques de encino y pino en las zonas más altas. Gentry (1942, 1963) hizo observaciones etnobotánicas entre los guarijíos. Yetman (2002) ha publicado una monografía sobre el conocimiento de las plantas de este grupo, presentada con un estilo narrativo original y ameno; el autor aborda el impacto cultural del cultivo de enervantes en la zona, entre otros temas. Medina (2002) ha compilado un diccionario morfológico que incluye datos sobre la nomenclatura de otras divisiones taxonómicas además de las plantas. Gracias a estos trabajos, los guarijíos son uno de los grupos pequeños mejor documentados del país.

XI.3.1 *Mayo*. Tanto Campbell (1997: 134) como Kaufman (2001: 87) consideran al yaqui y al mayo como variantes de la lengua cáhita. El *Ethnologue* estima 90% de inteligibilidad del yaqui por parte de hablantes del mayo. Kaufman agrega como tercer dialecto el extinto tehueco, que se habló en Sinaloa. El Inali (2005) registra 31 513 hablantes de **mayonokki**,[40] de los cuales 28 257 viven en 577 localidades dentro del área de distribución histórica del grupo en el sur de Sonora y norte de Sinaloa; muchos migrantes se han asentado en Baja California. El *Ethnologue* reporta que la mayoría de los hablantes son adultos y que pocos niños están aprendiendo la lengua. Tanto el *Ethnologue* como el *Catálogo* del Inali (2007) reconocen una sola forma del mayo; la segunda fuente consigna la autodenominación **yorem-nokki**. La vegetación original del área, cada vez más amenazada por la expansión de la agricultura industrial, comprende bosques espinosos, bosques tropicales caducifolios, vegetación riparia, manglares y otros tipos de vegetación costera. Gentry (1942) recogió datos etnobotánicos en su reconocimiento florístico del valle del río Mayo. Yetman y Van Devender (2002) han publicado una extensa monografía acerca del conocimiento tradicional de las plantas, centrada en ocho especies "que hacen mayos a los mayos". El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: fichas 534, 820 y 823) cita un trabajo sobre el uso de plantas en la comunidad de Los Buayums y dos estudios acerca de la flora medicinal en los municipios de Huatabampo, Sonora, y Ahome,

Sinaloa. Collard y Collard (1962) recopilaron un vocabulario general. No hemos encontrado otras fuentes de información etnobiológica para este grupo, sujeto a fuertes presiones de cambio cultural al igual que sus parientes, los pueblos yaquis hacia el norte.

XI.3.2 *Yaqui*. El Inali (2005) registra 13 317 personas **yoeme**, hablantes de **hiaknooki**;[41] 10 925 de ellos residen en 109 localidades en el territorio ancestral del grupo en el valle del río Yaqui en el sur de Sonora, con poblaciones migrantes en Baja California y Sinaloa. El *Ethnologue* reporta que 406 personas hablaban la lengua en Arizona en 1993. El hábitat del grupo corresponde a los mismos tipos de vegetación natural que el área de los mayos y ha sido convertido de igual manera en campos de cultivo tecnificado en toda la dilatada zona baja aluvial. Los únicos documentos que conocemos que de alguna forma se relacionan con el conocimiento yaqui de la naturaleza son los cantos del venado y del coyote (Evers y Molina 1987, 1990), de gran belleza poética. El segundo autor es un investigador **yoeme** originario de Arizona quien dirigió de 1993 a 1995 un proyecto sobre etnobotánica yaqui en el Servicio de Parques Nacionales para Preservación Histórica de EUA. (Chax Press sin fecha). Coordinó también la recopilación de un diccionario **yoeme**-inglés (Molina *et al.* 1999). Más recientemente, Estrada *et al.* (2004) han publicado un diccionario yaqui-español junto con una selección de textos. El papel histórico de los yaquis en la defensa de los derechos indígenas amerita mayor investigación acerca de su cultura ecológica.

XI.4.1 *Cora*. Kaufman (2001: 86) clasifica a la lengua cora y el huichol como uno de los cuatro grupos que integran, junto con dos lenguas aisladas, la rama sonorense de la división sureña del *phylum* yutonahua. Campbell (1997: 134), en cambio, agrupa al cora-huichol con las lenguas nahuas, como una de tres ramas de la división meridional de la familia, citando investigaciones que indican que los dos linajes están más emparentados entre sí que con otras lenguas. Kaufman estima que las diferencias entre cora y huichol representan unos 15 siglos de evolución independiente. El Inali (2005) registra 16 410 hablantes de **nayeeri**, de los cuales 13 521 viven en 381 localidades en el hábitat histórico del grupo en la Sierra Madre Occidental, en el centro oriente de Nayarit y el área colindante de Durango. El *Ethnologue* reconoce dos lenguas, el cora del Nayar con 8 000 hablantes y el cora de Santa Teresa con 7 000, según estimaciones de 1993. Distingue cuatro variantes dialectales dentro del primero (Jesús María, Mesa del Nayar, San Francisco y Presidio de los Reyes) y cinco en el segundo (Santa Teresa, Dolores, San Blasito, San Juan Corapan y Rosarito). El *Catálogo* del Inali (2007) distingue ocho variantes y transcribe sus autodenominaciones, que parecen representar los toponímicos coras de ocho de las nueve comunidades dialectales del *Ethnologue*. El territorio conserva su cubierta vegetal natural en buena medida, con bosques de pino y encino en las zonas altas, bosques tropicales caducifolios en las laderas bajas y manchones de bosque tropical subcaducifolio y vegetación riparia en los cañones profundos.

Hemos encontrado muy pocos datos acerca del conocimiento tradicional de las plantas y los animales de este grupo. Malkin (1958), después de su investigación entre los seris, condujo un estudio etnoherpetológico breve en la zona cora. Casad (1980), quien ha publicado una serie de trabajos lingüísticos sobre el grupo, es autor de un manuscrito inédito acerca de la clasificación cora de las formas de vida. La única publicación reciente que hemos encontrado es la monografía de Gispert y Rodríguez (1998) sobre plantas alimentarias y medicinales. El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001: ficha 78) cita la tesis previa de Rodríguez enfocada en las especies usadas como remedios en tres comunidades coras y tepehuanes de Nayarit. Salvo el vocabulario de McMahon y Aiton (1959), no conocemos una recopilación general del léxico de esta lengua. Los coras parecen ser el grupo yutonahua menos estudiado de México desde el punto de vista etnobiológico, a pesar de su interés para la investigación porque recrean con vigor tradiciones culturales complejas en un área ecológica heterogénea.

XI.4.2 *Huichol*. El Inali (2005) reporta 30 686 personas **wixárika**;[42] de ellas, 17 713 viven en las 575 localidades representadas en su cartografía dentro del territorio tradicional del grupo en la Sierra Madre Occidental en el norte de Jalisco, sureste de Nayarit y el área colindante de Durango. El *Ethnologue* reconoce tres variantes dialectales, que no son suficientemente divergentes para considerarlas lenguas distintas según sus criterios de delimitación: la variante de San Andrés Cohamiata o huichol occidental, la de San Sebastián y Santa Catarina o huichol oriental, y la de Coyultita. El *Catálogo* del Inali (2007), por su parte, distingue cuatro variantes: huichol del norte, del sur, del este y del oeste, y reporta para todas ellas la misma autodesignación, **wixárika**. La vegetación natural del área incluye bosques de pino y encino en las zonas altas y bosques tropicales caducifolios en las laderas bajas. La vegetación riparia del fondo de los cañones

ha sido destruida en buena parte de su distribución original por los grandes embalses construidos en las últimas décadas para producir electricidad. Los huicholes están familiarizados con la biota del desierto chihuahuense por sus largas peregrinaciones al norte de San Luis Potosí, y también con los ecosistemas tropicales de las tierras bajas por sus viajes frecuentes a la costa de Nayarit por motivos religiosos y laborales.

La investigación sobre el conocimiento huichol de las plantas se ha enfocado en los enteógenos, principalmente el **híkuri** (peyote, *Lophophora williamsii*), y en segundo término el **kieri** (complejo de plantas centrado en *Solandra* sp., Aeda y Bye 2001). La literatura acerca de los rituales del peyote y el venado en la religión huichol es voluminosa y rebasa los límites de esta revisión. Price (1967) documentó dos esquemas taxonómicos distintos en la clasificación de las plantas en esta lengua. Grimes (1980a, 1980b), autor de una serie de investigaciones fonológicas y sintácticas sobre el huichol, estudió la categorización de animales y plantas. Bauml (1994) escribió su tesis doctoral acerca de la etnobotánica del grupo, y publicó antes una reseña breve del tema (1989). En fechas más recientes, Vásquez *et al.* (2004) produjeron una monografía sobre la flora del norte de Jalisco, que incluye mucha información acerca de la nomenclatura huichol y los usos tradicionales de las plantas. Algunos datos adicionales pueden encontrarse en el vocabulario publicado por el ILV (McIntosh y Grimes 1954) y en el compendio léxico de Grimes *et al.* (1981). La vitalidad cultural de las comunidades huicholes merece profundizar la investigación y cotejarla con el conocimiento biológico de sus vecinos coras, tepehuanos y mexicaneros, que comparten hábitats similares.

XI.5 *Lenguas nahuas*. Campbell (1997: 134) distingue dos linajes dentro del grupo nahua: el pochuteco (lengua que se habló en la costa de Oaxaca hasta principios del siglo XX) y el "nahua nuclear", donde a su vez separa al pipil hablado en Centroamérica (incluyendo el extinto nicarao de Nicaragua) de los "muchos dialectos" del náhuatl.[43] Kaufman (2001: 87) estima que el pochuteco se diferenció hace unos 15 siglos, y que la variación dentro del "complejo nahua" representa 1 100 años de evolución lingüística, con una división inicial en dos "lenguas virtuales": el nahua del norte-este y el nahua del centro-oeste. El primero comprende el área dialectal de la Huasteca, el área dialectal oriental (variantes de la Sierra de Puebla y el sur de Veracruz) y el pipil (al que considera una "lengua emergente"). El segundo abarca el área dialectal central (variantes del Valle de México, la zona de Orizaba, el estado de Guerrero y el área de Toluca) y el área dialectal occidental (variante de Pómaro, en la costa de Michoacán, y el mexicanero de la Sierra Madre en Durango). Kaufman calcula que la separación entre el nahua central y el occidental ocurrió hacia el año 1000 de nuestra era.

Al suplantar a otras lenguas que se hablaban con anterioridad en diversas zonas de Mesoamérica, las diferentes variantes nahuas adquirieron rasgos de otras familias, especialmente en el léxico: del huasteco en los dialectos de la Huasteca; del totonaco en las variantes de la Sierra de Puebla; de las lenguas mixezoques en el nahua del sur de Veracruz; de las familias maya, lenca y xinca en el pipil; del tlapaneco en las variantes de Guerrero; del matlatzinca en el nahua de Toluca, y del purépecha en el dialecto de la costa de Michoacán (Kaufman 2001: 88). Kaufman resalta la cantidad de nombres de plantas y animales de origen huasteco que aparecen en las variantes de la zona noreste. Hacia el año 1200, el nahua central se convirtió en el medio de comunicación de una conformación política poderosa, y comenzó así a influir en otras variantes. Al llegar (según sus tradiciones) a la cuenca de México, los tenochcas habrían adquirido el náhuatl y olvidado su lengua ancestral (Kaufman 2001: 89).

El Inali (2005) registra 1 448 936 hablantes de las lenguas nahuas[44] en todo el país, 1 087 132 de ellos en las 2 546 localidades representadas en sus mapas de la distribución histórica del grupo en cuatro grandes regiones: *1*] Sierra Madre Occidental, en Durango y Nayarit; *2*] costa del Pacífico, en Michoacán y zonas vecinas de Jalisco y Colima; *3*] sur del altiplano central y oriente de la cuenca del Balsas, en el Estado de México, el Distrito Federal, Puebla, Tlaxcala, Morelos y Guerrero; *4*] Sierra Madre Oriental y planicie costera del Golfo, en San Luis Potosí, Hidalgo, Veracruz, Puebla, Oaxaca y Tabasco. El *Ethnologue* reconoce 26 lenguas nahuas vivas habladas en México, además del pipil en El Salvador. En la región de la Sierra Madre Occidental ubica solo una, el nahua de Durango, con 1 000 hablantes según una estimación de 1990.[45] De la costa del Pacífico reporta también una sola lengua, el nahua de Michoacán, con 3 000 hablantes en 1990; no registra datos de Jalisco ni Colima. En el sur del altiplano, Morelos y Guerrero distingue nueve lenguas, con una población total de cerca de 228 000 personas, sin reportar hablantes en el Distrito Federal.[46] En la Sierra Madre Oriental y la costa del Golfo ubica la mayor diversidad, con quince lenguas habladas por más de un millón de personas.[47] El *Catálogo* del Inali (2007) distingue 30 variantes de náhuatl (**mexicano tlajtol**, **nauta**, **mexi'catl**, **masehual tla'tol**, etc.), que enumeramos y ubicamos en

el mapa que acompaña este capítulo. Los estudios de dialectología nahua realizados por Canger (1988), Lastra (1986) y Lastra y Horcasitas (1976, 1977, 1978) muestran un panorama aún más complejo que lo que indican las clasificaciones del *Ethnologue* y del *Catálogo*, especialmente en las zonas pobremente documentadas de Guerrero y el Estado de México, donde la lengua está por desaparecer. Al habitar áreas extensas tan dispersas, prácticamente todos los ecosistemas y tipos de vegetación del centro y sur del país están representados en el territorio de los pueblos de habla nahua.

La documentación etnobiológica del grupo es muy dispareja. Se han publicado algunos estudios sobre el conocimiento tradicional de las plantas, en especial las medicinales (Álvarez 1976; González 1982a; Rojas sin fecha), y los hongos (De Ávila *et al.* 1980; González 1982b; Montoya *et al.* 2003) en algunas variantes dialectales del área central. Cleofas Ramírez (1991), hablante del náhuatl de Xalitla, describe en su lengua e ilustra, en pintura sobre papel amate, 126 plantas del alto Balsas, en muchos casos identificadas solo a nivel de familia lineana. Navarro y Avendaño (2002) registran los nombres indígenas de varias especies vegetales útiles en una comunidad de la sierra de Zongolica (náhuatl de Orizaba, en la clasificación del *Ethnologue*); Weinmann y Heinrich (1997) han estudiado las plantas medicinales de la misma zona. En la Sierra Norte de Puebla, Martínez Alfaro (1987) comparó la percepción botánica de nahuas y totonacos; el mismo autor y sus colaboradores (1983) hicieron observaciones etnomicológicas entre ambos grupos étnicos, mientras que Mora *et al.* (1985) analizaron la nomenclatura y la clasificación de las plantas en dos comunidades hablantes del nahua de la Sierra, y Beaucage y el Taller de Tradición Oral (1988) documentaron la fitofarmacopea de Cuetzalan, que corresponde a la misma variante.

La única información que hemos encontrado acerca de los dialectos de la Huasteca proviene del trabajo de Reyes (1982) sobre las plantas medicinales en Matlapa, SLP, y del proyecto breve de Smith-Oka (2005), también sobre especies medicinales en el municipio de Ixhuatlán de Madero, Veracruz. Alarcón-Cháires (2005b) cita los nombres nahuas de algunas plantas y animales de la costa de Michoacán. El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001) cita una tesis doctoral inédita acerca de la ecología de subsistencia en la zona nahua del Istmo (ficha 1378); dos tesis profesionales sobre las floras medicinales de Quimixtlán y Cuetzalan (fichas 1379 y 1384) y un trabajo publicado en Quebec acerca de la taxonomía botánica en la misma zona de la Sierra Norte de Puebla (ficha 1432); una tesis de licenciatura sobre el conocimiento de las plantas en una comunidad de la Sierra de Santa Marta en el sur de Veracruz (ficha 2300); otra acerca de las plantas útiles de Tlaquilpa en la Sierra de Zongolica, al centro de Veracruz (ficha 2325), y una más con tema etnomicológico en San Juan Ixcayo, en la zona de Texcoco (ficha 2467).

La investigación etnobiológica más importante que conocemos en toda el área de habla nahua es el trabajo en marcha de Amith (2004) en seis comunidades del centro de Guerrero. El autor ha documentado más de 600 especies de plantas, decenas de vertebrados y cerca de 100 invertebrados, transcribiendo de manera rigurosa sus nombres en las diferentes variantes de esa área. Su proyecto es la única fuente de información etnozoológica extensa que hemos encontrado para una lengua nahua contemporánea, y el único que se aproxima al grado de detalle con que contamos acerca de los animales y las plantas conocidos en el náhuatl del siglo XVI, gracias a los esfuerzos de Hernández (1570-1577), Sahagún (1577-1579), De la Cruz y Badiano (1552) y Molina (1571), entre otros. Amith tiene previsto extender su investigación a otras áreas dialectales en Guerrero, la Sierra de Puebla y la Huasteca. Su estudio forma parte de un programa más amplio para registrar el léxico de las lenguas nahuas actuales, que incluye un diccionario en línea con más de 10 000 entradas y un corpus voluminoso de grabaciones.

Otros trabajos lexicográficos complementan las fuentes citadas y nos ofrecen algunos datos para variantes dialectales que al parecer no cuentan con estudios etnobiológicos.

Ramírez y Dakin (1979) compilaron un vocabulario del dialecto de Xalitla, precedente para la investigación de Amith en esa región. Key y Ritchie (1953) documentaron la variante de Zacapoaxtla (nahua de la sierra, según la clasificación del *Ethnologue*); posteriormente, Brockway *et al.* (2000) harían lo propio para el náhuatl del norte de Puebla. Brewer y Brewer (1962) publicaron un vocabulario sobre la variante de Tetelcingo, y Wolgemuth *et al.* (2002) han preparado un diccionario del nahua istmeño de Mecayapan, disponible en línea. Kaufman y sus colaboradores estudian esta variante desde 1997, y la de Zongolica (náhuatl de Orizaba) a partir de 1999 (Kaufman *et al.* sin fecha); Kaufman (1969/1984-1993), Peralta (2002-2007) y Romero (1999-2002) han recopilado bases de datos del nahua de la Huasteca, de Pajapan (nahua istmeño) y de Zongolica, respectivamente. Canger (2001) aporta el material léxico más rico que conocemos para el nahua de la Sierra Madre Occidental.

La parquedad de investigaciones etnobiológicas en la mayor parte del área nahua es difícil de explicar, considerando la importancia del legado mexica en la historia del país y el número relativamente alto de especialistas en lingüística y cultura náhuatl en la UNAM y otros centros de investigación. Es prioritario documentar el conocimiento tradicional de la naturaleza entre los últimos hablantes de las variantes de Tabasco,[48] la zona limítrofe de Jalisco y Colima, el sureste de Guerrero, el occidente de Oaxaca (náhuatl de los "pastores"), el sur del Distrito Federal y los diversos dialectos del Estado de México, áreas todas ellas donde la lengua está moribunda. También merecen atención especial el nahua de la costa de Michoacán y el mexicanero de Durango, los más distanciados del área nuclear en términos ecológicos y culturales.

XII Familia indoeuropea

El *Ethnologue* clasifica a 449 lenguas en esta familia, la cuarta más diversificada en el mundo, con una profundidad temporal estimada en 69 siglos por medio de la glotocronología. El proto-indoeuropeo dio origen a la mayoría de los idiomas hablados hoy día en Europa, Persia y el subcontinente Indio, y a varias lenguas extintas de Anatolia, el Medio Oriente y el centro de Asia. La reconstrucción de términos para ciertos animales y plantas en la lengua madre, a partir de la nomenclatura etnobiológica de los grupos indoeuropeos actuales, ha permitido caracterizar ecológicamente el hábitat ancestral según algunos autores, quienes han propuesto que se extendía por las estepas al norte del Mar Negro (Renfrew 1987; Mallory 1989; Bellwood y Renfrew 2002). Dos de las nueve ramas vivas de la familia están representadas en México, la itálica y la germánica: la primera a raíz de la conquista española de 1521, la segunda por la llegada de una comunidad de refugiados en el siglo XIX.[49]

XII.1 *Afro-seminol*. El *Ethnologue* registra, con datos censales de 1990, 200 hablantes en México de esta lengua criolla derivada del inglés, cercanamente emparentada con el gullah de la costa atlántica del sureste de EUA y con el creole de las Bahamas. El afro-seminol se habla en Nacimiento de los Negros, Coahuila, y en Brackettville, Texas. El grupo desciende de los esclavos que huyeron de las plantaciones en la costa de Carolina del Sur y Georgia desde fines del siglo XVII y se internaron en los bosques de Florida, donde se unieron con comunidades indígenas hablantes de una lengua de la familia muskogue. Los miembros de esta alianza multiétnica fueron llamados seminoles. El gobierno estadunidense emprendió una guerra contra ellos de 1835 a 1842; 500 seminoles negros migraron entonces con sus aliados indígenas a Oklahoma, donde fueron amenazados nuevamente con la esclavitud, por lo que en 1849 un grupo mixto huyó a México. Los seminoles negros, los seminoles indios y los kikapúes solicitaron tierra al gobierno mexicano en 1850, poco después se les otorgó el área de El Nacimiento con el fin de que resguardaran la frontera. A los afro-seminoles se les conoce en Coahuila como mascogos, nombre relacionado con la lengua de sus antiguos aliados. No hemos encontrado información alguna sobre el inglés criollo que hablan todavía los adultos mayores, el cual posiblemente conserve algo del léxico de origen africano y es probable que haya incorporado terminología etnobiológica muskogue.

XII.2 *Español*. La lengua mayoritaria de México, hablada por más de 95 millones de personas como lengua materna, pertenece a la rama itálica de la familia indoeuropea, donde se ubican las 47 lenguas romances derivadas del latín que reconoce el *Ethnologue*. El castellano forma junto con el asturiano y el leonés, y con el gallego y el portugués, la sección occidental de la división galo-iberiana del grupo romance. La misma fuente distingue cinco variantes de castellano: el español, el extremeño, el caló, el ladino y un castellano criollo del Perú, modificado por influencia quechua. Todas las formas habladas en México se consideran parte del primero.

Cinco siglos después de su introducción, el léxico etnobiológico de los colonizadores hispánicos se ha enriquecido con numerosos préstamos de las lenguas indígenas, pero también ha acuñado términos nuevos y ha reutilizado vocablos de la Península Ibérica para designar especies mexicanas muy distintas a los referentes originales. De manera paralela, el español, y por él otras lenguas como el árabe, han aportado numerosos préstamos a las lenguas indígenas para nombrar animales y plantas, préstamos que no se restringen a las especies introducidas por los europeos. Junto con las palabras se difundieron nuevas categorías y nuevos esquemas para clasificar la diversidad biológica.

Las áreas dialectales del español mexicano han sido caracterizadas con minuciosidad y cartografiadas con base en datos fonéticos, principalmente, como producto de un magno programa de investigación de más de una década (Lope 1990-2000). La envergadura de ese atlas contrasta con la insuficiencia de los estudios lexicográficos. No contamos con un registro contemporáneo me-

dianamente adecuado de la nomenclatura biológica en el español vernáculo del país. El glosario de flora y fauna preparado por Schoenhals (1988) se limita a los términos más conocidos y no proporciona información acerca de su distribución regional, además de que varias de las determinaciones taxonómicas son erróneas o dudosas, como en otras publicaciones del ILV.

El catálogo de nomenclatura botánica de Maximino Martínez (1979) es más extenso y riguroso, pero las transcripciones de los términos indígenas no son confiables en muchos casos,[50] mientras que los nombres en español se atribuyen por lo general a todo un estado, y con frecuencia no se indica la procedencia. Cuando tengamos registros más precisos del vocabulario etnobiológico, que llega a constituir 20% del léxico de una lengua (Kaufman y Justeson 2003), será posible cotejar los patrones de su distribución con las áreas dialectales definidas por medio de la fonética, para dilucidar la evolución del español mexicano en el contexto de las regiones ecológicas del país.

Hemos encontrado solo estudios parciales acerca del conocimiento tradicional de la naturaleza en los pueblos "mestizos" de México. Las investigaciones recientes incluyen un inventario etnobotánico de las comunidades asentadas dentro del Parque Nacional Cumbres de Monterrey en Nuevo León (Estrada *et al.* 2007); un análisis cuantitativo del conocimiento de las plantas medicinales en una congregación fundada recientemente en el municipio de Coxcatlán, Puebla (Canales *et al.* 2006); encuestas sobre los hongos comercializados en diversas comunidades de la planicie costera del Golfo en Veracruz, Tabasco y Oaxaca (Ruán-Soto *et al.* 2004), y un estudio comparativo acerca de la importancia cultural de cinco artrópodos en un pueblo totonaco y en la cabecera municipal de Tlacuilotepec, población no indígena en la Sierra Norte de Puebla (Pagaza *et al.* 2006). Contra las expectativas, este último trabajo mostró que cuatro insectos y un quilópodo obtuvieron evaluaciones más altas en la cabecera, conforme a un índice diseñado para cuantificar la relevancia cultural de cada especie.

No conocemos investigación alguna sobre el conocimiento etnobiológico de un grupo campesino cuya lengua sea el español que pueda compararse en su amplitud con las monografías de Alcorn, Tapia, Berlin o Hunn. La información parcial disponible nos permite suponer que el conocimiento tradicional de los seres vivos en muchas de esas comunidades es tan sofisticado y se está perdiendo tan rápidamente como en muchos pueblos indígenas. De especial interés son los grupos que tienen una larga historia de ocupación de un territorio definido y que se han diferenciado culturalmente de las poblaciones vecinas, como los afromestizos de la Costa Chica de Guerrero y Oaxaca. Es prioritario investigar también las áreas donde han desaparecido lenguas indígenas en el último siglo, y donde puede perdurar parte de su conocimiento tradicional en el español local. Es el caso de la lengua de Naola, Tamaulipas, que fue documentada por única vez en los años cuarenta y que no ha podido ser clasificada porque los materiales recabados son demasiado escuetos (Campbell 1997: 168); del cuitlateco de la cuenca media del Balsas en Guerrero, cuya última hablante falleció en los años sesenta (Escalante 1962) y que representa un linaje sin parentesco conocido, como el purépecha, y del chiapaneco, lengua otomangue ya mencionada que desapareció también a mediados del siglo pasado.

Décadas antes se extinguieron el ópata del centro de Sonora, el pochuteco de la costa de Oaxaca, el tepecano de Azqueltán, Jalisco, y el tubar del suroeste de Chihuahua, lenguas yutonahuas todas ellas, así como el chicomuceltec (familia maya) y el tapachulteco (mixezoque) del sureste de Chiapas. Es posible que aún sobrevivan en el español campesino algunos nombres para plantas y animales tomados en préstamo de grupos que desaparecieron tiempo atrás pertenecientes a la familia guaicura de Baja California, a diversas agrupaciones lingüísticas del noreste del país como los cotonames, maratinos y coahuiltecos, y a varias lenguas desconocidas de la Sierra Madre del Sur en Michoacán y Guerrero, mencionadas en las fuentes virreinales, entre otros casos. Conserve o no restos del léxico indígena, es pertinente documentar mejor el español vernáculo en las distintas zonas biogeográficas de México para ampliar el análisis comparativo del conocimiento tradicional de la naturaleza y observar cómo responde a los cambios socioeconómicos de nuestro tiempo.

16.4 Discusión

La revisión que hemos hecho de la literatura etnobiológica indica que la cobertura de la investigación ha sido sumamente desigual en el país. Contamos con estudios detallados del conocimiento de los seres vivos en algunas comunidades indígenas, como es el caso notable de los pueblos mayas de la península de Yucatán, el municipio tzeltal de Tenejapa, la comunidad zapoteca de San Pedro Mixtepec, el pueblo de San Pedro Amuzgos, la zona huasteca de Tancanhuitz y las comunidades seris de Punta

Chueca y Desemboque. Sin embargo, no hemos encontrado información alguna para varios grupos lingüísticos representativos de grandes áreas geográficas y ecológicas de México. En el cuadro 16.3 evaluamos la amplitud de la documentación publicada hasta ahora para cada una de las agrupaciones y lenguas individuales consideradas en este capítulo, así como la prioridad de estudio en función de su riesgo de desaparición y su grado de aislamiento genealógico. Mostramos en el cuadro 16.4 el número de casos y los porcentajes que representan los diferentes grados de cobertura de la documentación etnobiológica.[51]

Ambos cuadros indican que cerca de la mitad de los grupos lingüísticos del país carecen por completo de investigaciones especializadas. Para 35% de ellos los únicos datos disponibles son los nombres de plantas y animales registrados en los vocabularios, editados en la mayoría de los casos por el ILV, y para otro 13.3% ni siquiera hemos encontrado información léxica. Una cuarta parte de los grupos solo cuenta con estudios etnobiológicos parciales, publicados por lo general como artículos y enfocados en una subdivisión taxonómica o un conjunto de especies de interés cultural particular, como las plantas medicinales. Únicamente 25% dispone de una monografía etnobotánica extensa (que incluye en algunos casos información micológica), y apenas 8.3%, el conjunto más reducido, ha merecido publicaciones detalladas sobre el conocimiento de los animales además de las plantas. Al preparar el cuadro 16.3, hemos conjuntado los datos para 36 grupos que comprenden 256 lenguas de acuerdo con el *Ethnologue* y 332 variantes según el *Catálogo* del Inali; si las separáramos una a una conforme a los criterios de clasificación de esas fuentes, o incluso a los de un autor más conservador como Kaufman, los índices de amplitud de la documentación se reducirían drásticamente, pues la mayoría de las variantes de mixteco, nahua, otomí, etc., no cuentan con un vocabulario publicado, y menos aún con estudios etnobiológicos.[52]

Encontramos grandes disparidades si comparamos los índices de cobertura de la investigación entre diferentes familias lingüísticas. De los grupos mayores, las lenguas yutonahuas son las mejor estudiadas, con un valor promedio de 2.0; les siguen las lenguas mayas, con un índice de 1.79, y en último lugar quedan las otomangues, que alcanzan solo 1.56. Los valores para las familias de tamaño intermedio son aún más bajos: 1.5 para la mixezoque, 1.0 para la totonaca y solo 0.5 para la familia cochimí-yumana, el grupo menos documentado del país. La variación más extrema aparece entre las lenguas aisladas y las familias que cuentan con pocos representantes en México, donde el índice llega a 4.0 para el seri, 3.0 para el huave, 2.0 para el purépecha y 1.0 para la familia álgica, las lenguas chontales de Oaxaca y la familia indoeuropea.

La cobertura de la investigación es dispareja también desde un punto de vista ecológico. En el cuadro 16.5 comparamos el número de trabajos extensos realizados para cada uno de los principales tipos de vegetación del país. Las cifras más altas corresponden a los bosques de pino-encino y los bosques tropicales caducifolios, ecosistemas bien representados en los territorios de varios pueblos indígenas del noroeste, centro y sur de México. No conocemos ninguna monografía etnobotánica o etnozoológica enfocada en la ancha franja de pastizales al oriente de la Sierra Madre Occidental, donde los grupos cazadores y recolectores fueron desplazados por la ganadería desde el periodo virreinal. Es más difícil explicar la escasa representación en la literatura de los matorrales xerófitos, el tipo de vegetación que cubre mayor superficie en el país, y sobre todo es sorprendente que no exista una publicación extensa dedicada a alguna de las numerosas comunidades asentadas cerca de los bosques mesófilos de montaña, que sobresalen por su gran diversidad biológica.

Esperamos que en los próximos años se comiencen a atender algunas de las prioridades más altas de investigación en el país. La siguiente década será la última oportunidad para registrar el conocimiento tradicional en varias lenguas y variantes dialectales moribundas, que hemos destacado a lo largo del capítulo. Una vez llenados los grandes huecos en la documentación etnobiológica, será factible emprender análisis comparativos más precisos de los distintos linajes lingüísticos y grupos culturales con miras a elucidar la historia de sus sistemas de conocimiento. Esta línea de investigación es especialmente significativa por ser México uno de los países donde la correlación entre variación biológica y cultural es más estrecha, como lo mostramos al principio, y es particularmente trascendente porque Mesoamérica parece ser el único centro de origen primario de la agricultura en el mundo donde se conjugan ambas dimensiones de la diversidad. La domesticación de plantas y animales es un proceso vigente en varias zonas del país que está ligado con el conocimiento de los seres vivos.

Recientemente se ha aplicado a la lingüística histórica un modelo estadístico derivado de los estudios filogenéticos, en un intento por resolver las limitaciones del método glotocronológico para obtener estimaciones más precisas de las fechas de ramificación en la familia

Cuadro 16.3 Evaluación de la cobertura de la documentación etnobiológica sobre los grupos lingüísticos de México

Familias y lenguas	Vocabulario	Estudios parciales	Monografía botánica	Monografía zoológica	Índice (suma)	Prioridad/ pérdida	Prioridad/Aislamiento genealógico
I Familia álgica							
I Kikapú	X	0	0	0	1	C	C
II Familia cochimí-yuma							
II.1 Paipai	0	0	0	0	**0**	**B**	C
II.2 Kiliwa	X	0	0	0	**1**	**A**	**B**
II.2.1 Cucapá	X	0	0	0	**1**	**B**	C
II.2.2 Kumiai	0	0	0	0	**0**	**B**	C
III Familia chontal de Oaxaca							
III Lenguas chontales de Oaxaca	X	0	0	0	**1**	**B**	**A**
IV Huave							
IV Huave	X	X	X	0	3	C	A
V Familia maya							
V.1 Huasteco	X	X	X	0	3	C	B
V.2.1 Maya yucateco	X	X	X	X	4	C	C
V.2.2 Lacandón	X	X	0	0	2	C	C
V.3.1.1 Chol	X	0	0	0	1	C	C
V.3.1.2 Chontal de Tabasco	X	0	0	0	1	C?	C
V.3.2.1 Tzeltal	X	X	X	X	4	C	C
V.3.2.2 Tzotzil	X	X	X	0	3	C	C
V.4.1.1 Kanjobal	X	0	0	0	1	C	C
V.4.1.2 Jacalteco	X	0	0	0	1	C	C
V.4.1.3 Motozintleco	0	0	0	0	**0**	**A**	C
V.4.2.1 Chuj	X	X	0	0	2	C	C
V.4.2.2 Tojolabal	X	0	0	0	1	C	C
V.5.1.1 Mam	X	0	X	0	2	C	C
V.5.1.2 Teco	0	0	0	0	0	C	C
VI Familia mixezoque							
VI.1.1 Lenguas zoques	X	0	0	0	1	C	C
VI.1.2 Lenguas zoqueanas del Golfo	X	X	0	0	2	C?	C
VI.2.1 Lenguas mixes	X	X	0	0	2	C	C
VI.2.2 Lenguas mixeanas de Veracruz	X	0	0	0	**1**	**B**	C
VII Familia otomangue							
VII.1.1.1 Lenguas pames	0	0	0	0	0	C	C
VII.1.1.2 Chichimeco jonaz	0	0	0	0	**0**	**B?**	C
VII.1.2.1 Lenguas otomíes	X	X	0	0	2	C	C
VII.1.2.2 Mazahua	X	X	0	0	2	C	C
VII.1.2.3 Matlatzinca	X	X	0	0	**2**	**B**	C
VII.1.2.4 Tlahuica	X	0	0	0	**1**	**A**	C
VII.2 Lenguas chinantecas	X	X	0	0	2	C	B
VII.3 Lenguas tlapanecas	X	0	0	0	1	C	B
VII.4 Lenguas amuzgas	X	X	X	0	3	C	B

Cuadro 16.3 [*concluye*]

Familias y lenguas	Vocabulario	Estudios parciales	Monografía botánica	Monografía zoológica	Índice (suma)	Prioridad/ pérdida	Prioridad/Aislamiento genealógico
VII.5.1 Lenguas mixtecas	X	X	X	0	3	C	C
VII.5.2 Cuicateco	X	0	0	0	1	C	C
VII.5.3 Lenguas triques	X	0	0	0	1	C	C
VII.6.1 Lenguas popolocas	X	0	0	0	1	C	C
VII.6.2 Chocholteco	X	0	0	0	**1**	**B**	C
VII.6.3 Ixcateco	X	0	0	0	**1**	**A**	C
VII.6.4 Lenguas mazatecas	X	X	0	0	2	C	C
VII.7.1 Lenguas chatinas	X	0	0	0	1	C	C
VII.7.2 Lenguas zapotecas	X	X	X	X	4	C	C
VIII Seri							
VIII Seri	X	X	X	X	4	C	A
IX Tarasco							
IX Purépecha	X	X	0	0	2	C	A
X Familia totonaca							
X.1 Lenguas totonacas	X	X	0	0	2	C	B
X.2 Lenguas tepehuas	0	0	0	0	0	C	B
XI Familia yutonahua							
XI.1.1 Pápago	X	X	X	X	4	C	C
XI.1.2 Pima bajo	0	X	0	X	2	C?	C
XI.1.3 Tepehuán del norte	0	X	0	0	1	C	C
XI.1.4 Tepehuán del sur	0	X	0	0	1	C	C
XI.2.1 Lenguas tarahumaras	X	X	0	0	2	C	C
XI.2.2 Guarijío	X	0	X	0	2	C	C
XI.3.1 Mayo	X	0	X	0	2	C?	C
XI.3.2 Yaqui	X	0	0	0	1	C?	C
XI.4.1 Cora	X	0	0	0	1	C	C
XI.4.2 Huichol	X	X	X	0	3	C	C
XI.5 Lenguas nahuas	X	X	X	0	3	C	C
XII Familia indoeuropea							
XII.1 Afro-seminol	0	0	0	0	**0**	**B**	C
XII.2 Español rural	1	1	0	0	2	C	C

Nota: este cuadro sintetiza la información revisada a lo largo del capítulo para las distintas familias y grupos de lenguas en el país. Una X en la segunda columna registra la disponibilidad de un vocabulario general con más de 1 000 entradas. Una X en la tercera marca la existencia de al menos dos artículos publicados después de 1960 acerca de algún aspecto del conocimiento tradicional de las plantas, hongos o animales. En la cuarta columna se anotan los casos donde se ha editado una monografía etnobotánica extensa (algunas de las cuales incluyen observaciones micológicas) y la quinta registra lo propio para las monografías etnozoológicas. La sexta columna presenta un índice aproximado de la amplitud de la documentación, sumando las cuatro columnas anteriores. La séptima y la octava evalúan la prioridad de la investigación etnobiológica en función de la vitalidad y el aislamiento genealógico de cada lengua. En la penúltima columna, una A señala que la lengua es hablada por personas de edad avanzada únicamente, B solo por adultos y C por todas las edades. Una A en la última columna advierte que la lengua no tiene parentesco demostrable con ninguna otra o es el único miembro vivo de una familia, mientras que una B indica que no se conoce o no perdura otro integrante de esa rama. En los diversos casos donde el Ethnologue y otras fuentes consideran al grupo como un conjunto de lenguas y no solo variantes dialectales, una X señala que al menos una lengua del grupo ha sido documentada. En los mismos casos, una C en la séptima columna indica que al menos una variante sigue siendo aprendida por los niños al seno de la familia. Los signos de interrogación manifiestan dudas acerca de la vigencia del habla. Se marcan en negritas las prioridades más altas de estudio por la falta de información ante la pérdida inminente de la lengua.

Cuadro 16.4 Sinopsis de la amplitud de la documentación sobre el conocimiento etnobiológico de los grupos lingüísticos del país

Categoría	Número de casos	Porcentaje
Índice = 0 (ninguna información)	8	13.3%
Índice = 1 (solo vocabulario o estudios parciales)	23	38.3%
Índice = 2 (vocabulario y estudios parciales o monografía)	17	28.3%
Índice = 3 (vocabulario, estudios parciales y monografía)	7	11.7%
Índice = 4 (vocabulario, estudios parciales y monografías etnobotánicas y etnozoológicas)	5	8.3%
Índice = 0, 1 o 2, y prioridad por pérdida A o B	**13**	**21.67%**

Nota: este cuadro resume los datos del cuadro 16.3, sumando los índices de cobertura de la información para las 60 agrupaciones y lenguas individuales de México. El total son 98 puntos y el valor promedio para el país alcanza solo 1.63 en la escala de 0 a 4.

Cuadro 16.5 Ecosistemas representados en los estudios etnobiológicos sobresalientes realizados en México

Grupo	per	sub	cad	esp	xer	pas	pin	mes	cos
Huave				X					X
Huasteco	X								
Maya	X	X							
Tzeltal							X		
Tzotzil							X		
Amuzgo		X							
Mixteco			X				X		
Zapoteco							X		
Seri					X				X
Guarijío			X				X		
Mayo			X	X					
Huichol			X				X		
Nahua			X						
Total	**2**	**2**	**5**	**2**	**1**	**0**	**6**	**0**	**2**

Abreviaturas: per: bosque tropical perennifolio; sub: bosque tropical subcaducifolio; cad: bosque tropical caducifolio; esp: bosque espinoso; xer: matorral xerófito; pas: pastizal; pin: bosque de pinos y encinos; mes: bosque mesófilo de montaña; cos: vegetación costera.

Nota: en este cuadro registramos los principales tipos de vegetación presentes en las comunidades donde se han llevado a cabo las investigaciones etnobotánicas y etnozoológicas más extensas citadas en el capítulo. Incluimos todos los grupos con un índice de 3 o 4 de acuerdo con el cuadro 16.3, excepto la comunidad pápago, cuyo conocimiento etnobiológico ha sido documentado en Arizona.

indoeuropea (Gray y Atkinson 2003). Los resultados, que no son aceptados por todos los especialistas, indican que la diversificación del proto-indoeuropeo se dio unos 3000 años antes de lo que se creía, y respaldan la hipótesis de que la expansión de la familia se relaciona con la difusión de la agricultura a partir del Medio Oriente y Anatolia. En el caso de Mesoamérica, podemos prever que un refechamiento del árbol genealógico de la familia otomangue recorrerá su base hacia el horizonte donde están documentados arqueológicamente los primeros indicios de la domesticación de plantas, para explicar la extraordinaria proliferación y dispersión de esas lenguas. Al mismo tiempo, las innovaciones metodológicas incrementan la posibilidad de mostrar relaciones de parentesco entre familias y lenguas hasta ahora aisladas. Es posible que varios de los linajes americanos resulten ser

miembros de grandes "superfamilias" o *phyla*, como han propuesto algunos lingüistas. Tal escenario no resta interés a la variación cultural de nuestro país; por el contrario, plantea preguntas fundamentales acerca de la interrelación entre la complejidad ecológica del territorio y la rápida diversificación lingüística, proceso que sigue en marcha.

Requerimos estudios más amplios y rigurosos para abordar esas interrogantes. Los investigadores indígenas pueden aportar una documentación etnobiológica más precisa. Los esfuerzos de Fermín Tapia, Cleofas Ramírez, Jesús Salinas y otros autores deben reconocerse y multiplicarse, pues los estudiosos externos difícilmente podemos aspirar a un entendimiento íntimo de la lengua y de la cultura como el de ellos. Más allá de la calidad y eficiencia que pueden lograr en su trabajo, los investigadores indígenas tienen una responsabilidad clave al profundizarse en muchas comunidades el debate acerca de los derechos de propiedad intelectual y la ética de la investigación académica. Es de esperarse que ellos se apropien de diversas herramientas metodológicas y didácticas de las ciencias biológicas y sociales para que el conocimiento sirva a los intereses de sus pueblos, y en primer lugar para la educación de las nuevas generaciones.

En muchas áreas urge iniciar este trabajo porque la transmisión oral ya no asegura la continuidad del conocimiento colectivo. Cambios sociales dramáticos, que reflejan las políticas económicas nacionales en detrimento de la producción para autoconsumo y a favor del crecimiento de la agroindustria y la migración laboral, están modificando la experiencia de los jóvenes en el campo y la comunicación con sus mayores (De Ávila, observaciones inéditas en los estados de Morelos, Hidalgo, San Luis Potosí, Michoacán, Guerrero y Oaxaca, 1974-2008). Se necesita registrar con precisión el saber ambiental local para crear materiales pedagógicos más eficaces, de tal forma que los niños puedan adquirirlo en la escuela y en los nuevos contextos de educación informal. Lo mismo se aplica a la transmisión del conocimiento tradicional en las comunidades que hablan español, donde se está perdiendo a la misma velocidad.

Se ha señalado repetidamente que las zonas naturales mejor conservadas en México y en otros países pluriculturales son áreas bajo manejo comunitario, que por lo general pertenecen a pueblos indígenas. Podemos esperar que el trabajo etnobiológico de los próximos años, con mayor participación de investigadores indígenas, sirva para explicar y a la vez fortalecer el vínculo entre el conocimiento tradicional y la custodia colectiva de la diversidad biológica.

Agradecimientos

Elizabeth de Ávila y Brian Bennett hicieron posible nuestro acceso físico y por medios electrónicos a las bibliotecas de la Universidad de Stanford. Thomas Smith Stark, de El Colegio de México, y Terrence Kaufman, de la Universidad de Pittsburgh, han compartido generosamente con nosotros sus trabajos inéditos. Ellen Herman de la Universidad de Oregon, nos obsequió el libro de Campbell. Lynn Stephen, también de la Universidad de Oregon, nos envió copia de algunos materiales bibliográficos difíciles de conseguir. Las correcciones y sugerencias de Brent Berlin, Alejandro Casas y Fernando Nava mejoraron sustancialmente el manuscrito. La biblioteca y el equipo de cómputo del Jardín Etnobotánico de Oaxaca fueron nuestra base de trabajo; Emanuel Toledo y el personal del Jardín nos apoyaron a lo largo de todo el proceso. Dedicamos este trabajo a la memoria del maestro Miguel Ángel Martínez Alfaro.

Notas

1 Las cifras del *Ethnologue* incluyen las lenguas y familias introducidas a México y otros países a raíz de la colonización europea, así como las lenguas criollas y los lenguajes de señas para sordomudos. Diecisiete lenguas americanas que aparecen en las listas del *Ethnologue* no han sido clasificadas todavía. Es probable que futuras investigaciones registren algunas lenguas aún desconocidas, y que agrupen lenguas y familias donde hasta ahora no se ha reconocido una afiliación genética en las zonas geográficas más diversas y menos estudiadas del continente, especialmente el área tropical sudamericana. En el caso de Brasil, se estima que sobreviven entre 22 y 68 grupos aislados en la selva amazónica que no han tenido contacto hasta ahora con personas no indígenas (Angelo 2007).

2 A pesar de su alta diversidad, todas las lenguas originarias de Indonesia pertenecen a un solo linaje lingüístico (la rama occidental de la subfamilia malayo-polinesia dentro de la familia austronésica) si se excluye la porción occidental de Nueva Guinea (Irian Jaya y las islas adyacentes), anexada por el gobierno de Yakarta en 1969. La llegada del proto-malayo-polinesio a Indonesia se ha fechado arqueológicamente entre hace 4 500 y 4 000 años antes del presente (Pawley y Ross, 1993; Gray y Jordan, 2000); la divergencia interna de ese grupo de lenguas es más reciente que la que se ha documentado para familias mesoamericanas como la otomangue (que se ha estimado en unos 6 000 años de diferenciación) y la yutonahua (4 800 años) (Campbell 1997).

3 En comparación con México y los demás países americanos, el impacto demográfico y cultural de la colonización europea fue menor en otras regiones lingüísticamente complejas como Papúa Nueva Guinea, Indonesia, Nigeria e India.

4 La diferencia entre el total de 291 lenguas reportadas por el *Ethnologue* y la cifra de 285 lenguas indígenas se debe, además del español, al uso de un lenguaje para sordomudos desarrollado en México, así como a la presencia del *Plautdietsch*, una lengua germánica hablada por los menonitas en Chihuahua y otros estados, y del afro-seminol, una lengua criolla (*creole*) derivada del inglés, hablada en una localidad de Coahuila junto a la comunidad kikapú. Las lenguas indígenas enumeradas en el *Ethnologue* incluyen un lenguaje para sordomudos propio de los mayas de Yucatán, así como el chiapaneco (lengua otomangue que se hablaba en Chiapa de Corzo) y el ópata (lengua yutonahua hablada antiguamente en el centro de Sonora), éstas por errores censales: el Inali y otras fuentes indican que ambas están extintas. No incluimos en el recuento el mam del norte hablado en Pacayal y Ojo de Agua en Chiapas, que según el *Ethnologue* son colonias recientes fundadas por personas originarias de Cuilco y San Ildefonso Ixtahuacán en Guatemala; los mapas del Inali no registran por la misma razón los asentamientos de refugiados guatemaltecos hablantes de mam, ixil, kanjobal y otras lenguas mayas en Campeche y Quintana Roo. Nuestra cifra de 285 lenguas toma en cuenta el pápago, que se habla en el noroeste de Sonora pero que el *Ethnologue* excluye de la lista de lenguas mexicanas, y también al nahua de Tabasco, del cual el Inali registra algunas decenas de hablantes aunque el *Ethnologue* lo considera extinto.

5 La diferencia entre las 68 agrupaciones lingüísticas reconocidas por el Inali en el *Catálogo* de 2007 y las 58 incluidas en los mapas publicados en 2005 se debe a que cinco lenguas mayas (Awakateko, Ixil, **Kaqchikel**, **K'iche'** y **Q'eqchi'**), presentes en la zona fronteriza del sur de México a raíz de los desplazamientos por la guerra civil en Guatemala en la década de 1980, no fueron consideradas al elaborar la cartografía; se agrupan como "kanjobal" el Akateko y el **Q'anjob'al**, como "zoque-popolucas" las tres lenguas zoqueanas de Ayapa, Soteapan y Texistepec, y como "mixe-popolucas" las dos lenguas mixeanas de Oluta y Sayula; y no se distingue, por último, al **ku'ahl** de las otras lenguas yumanas de Baja California. Transcribimos en negritas las autodenominaciones en las lenguas indígenas.

6 Siguiendo los criterios de Kaufman (1989), las 58 lenguas zapotecas que registra Gordon (2005) se reducen a 18 lenguas "emergentes", con varios dialectos cada una de ellas. Tomando los mismos criterios de clasificación, disminuiría considerablemente el número de lenguas mixtecas, nahuas, totonacas, etc., que enumera el *Ethnologue*, reduciendo en cerca de 50% la cifra total para el país. Al mismo tiempo, se reduciría notablemente el número de lenguas reconocidas para otras áreas del mundo, como las 25 lenguas naga del noreste de India, las 24 lenguas yi y las 29 lenguas hmong/bunu del sur de China y Vietnam, las 46 lenguas quechuas de la zona andina, las 47 lenguas romances de Europa y América, las 513 lenguas bantúes del África subsahariana, etcétera.

7 De Ávila (2004: 485, cuadro 2) compara los índices de diversidad lingüística de diferentes regiones de Mesoamérica siguiendo la clasificación de Kaufman (2001). La posición relativa de las distintas áreas en ese cuadro no difiere significativamente de la que muestra el cuadro 16.2.

8 A lo largo de este capítulo transcribimos en negritas todos los términos en una lengua indígena, incluyendo las autodenominaciones no castellanizadas como **kikaapoa**. A partir del siglo XVIII, los kikapús abandonaron su territorio boscoso en Wisconsin para huir de los colonizadores anglosajones, desplazándose cada vez más al suroeste en Illinois, Missouri, Kansas, Oklahoma y Texas. En 1850, un grupo pidió autorización al gobierno mexicano para asentarse en nuestro país y se les otorgó un área en Coahuila. En 1905, otro grupo kikapú procedente de Oklahoma fundó una segunda comunidad mexicana en Tamichopa, municipio de Bacerac, en la Sierra Madre Occidental en el noreste de Sonora; el último hablante de kikapú en esa localidad falleció recientemente (Lutisuc Asociación Cultural sin fecha).

9 La numeración jerárquica de las secciones de este capítulo intenta reflejar la clasificación de las lenguas de acuerdo con Campbell (1997). Dentro de una familia dada, las cifras en tercera y cuarta posición, cuando haya una cifra adicional, hacen referencia a los niveles de rama y subrama, respectivamente; la posición final siempre corresponde a lo que el Inali (2007) designa como "agrupación lingüística" y que otras fuentes consideran como lenguas individuales.

10 El *Atlas etnoecológico* (Toledo *et al.* 2001) viene acompañado de un disco compacto que contiene una base de datos con cerca de 3 000 fichas bibliográficas acerca de los pueblos indígenas de México y Centroamérica, incluyendo ponencias presentadas en congresos, tesis y manuscritos inéditos. En este capítulo citamos los números de ficha que da el *Atlas* para los trabajos etnobiológicos que no hemos revisado.

11 El nombre "tequistlateco" fue acuñado para diferenciar las lenguas chontales de Oaxaca de la lengua maya de Tabasco; recientemente se ha propuesto que esa denominación se aplique exclusivamente a la lengua desaparecida de Tequisistlán. En todo caso, siguiendo las pautas de derivación de gentilicios a partir de toponímicos nahuas, el término debiera ser "tequisisteco". Según el Inali (2005), los chontales designan a su lengua **slijuala xanuc**, pero no se aclara de cuál variante proviene el término.

12 Suárez (1975: 1) afirma que los cuatro dialectos huaves son comprensibles entre sí, y que los más diferenciados, que

son los de San Francisco y San Mateo, comparten 91% del vocabulario básico, lo que equivale a unos 400 años de divergencia según la glotocronología.

13 Las estimaciones temporales citadas en este capítulo se basan en el método léxico-estadístico o glotocronológico, que toma el número de semejanzas léxicas entre lenguas emparentadas para calcular el tiempo transcurrido a partir de la lengua ancestral que les dio origen, asumiendo que la tasa de cambio sea constante. Todas las premisas que sustentan el método han sido cuestionadas (Campbell 1997: 210) y la confiabilidad de las fechas es dudosa, pero varios lingüistas siguen empleándolas como una medida del grado de diferenciación interna de una familia a falta de alternativas más robustas de cuantificación.

14 El *Catálogo* del Inali (2007) sigue la ortografía de la Academia de las Lenguas Mayas de Guatemala al transcribir los nombres de las lenguas que se distribuyen principalmente en el país vecino (respetamos aquí las mayúsculas cuando citamos esa fuente).

15 Kaufman (2001: 81) registra **mo:cho'** y **mu:chu'** como las autodenominaciones en una y otra lengua. Los dos puntos señalan que la vocal es larga, y el saltillo indica una pausa glotal.

16 Kaufman, Justeson y Zavala enfatizan la importancia de obtener la terminología etnobiológica de las lenguas que estudian actualmente: "Plant and animal names make up as much as 25% of a neotropical language's lexicon" ("Los nombres de plantas y animales llegan a constituir 25% del léxico de una lengua neotropical").

17 Transcribimos como o̲ una vocal que no existe en el español y que en la ortografía seguida por el *Catálogo* del Inali (2007) aparece como una *o* cruzada por una diagonal. Según el Inali (2005), las comunidades zoques usan otras autodenominaciones, citando como ejemplos **tajtsa'way 'yode** y **tzunipä'notowe** para la lengua, **angpon tsame** y **o' de püt** para sí mismos, "personas que hablan lengua", "personas de lengua". La erupción del volcán Chichonal en el noroeste de Chiapas en 1982 desplazó a muchas familias zoques (hablantes de la lengua de Francisco León, según el *Ethnologue*) a otras zonas del estado.

18 El término "popoluca" es doblemente confuso porque se ha usado para designar a comunidades que hablan lenguas zoqueanas y también a pueblos que hablan lenguas mixeanas, además de asemejarse al nombre "popoloca", que se refiere a un grupo otomangue. El Inali (2005) cita tres autodesignaciones para las lenguas zoqueanas del Golfo: en Texistepec, **wää'oot**, "palabra buena"; en la sierra, **tanangmaatyi**, "nuestra palabra", y **tannundajïïyi**, "nuestra verdadera forma de hablar".

19 Leonti, Sticher y Heinrich (2002) presentan un trabajo innovador analizando las afinidades biogeográficas de la flora medicinal popoluca; paradójicamente, encuentran mejor representados en ella a los grupos holárticos, si bien la vegetación local es dominada por elementos neotropicales. Ésta es la única investigación que analiza el conocimiento etnobiológico de un grupo mexicano desde una perspectiva biogeográfica, un enfoque que merece más atención.

20 Leonti, Sticher y Heinrich (2003) abren nuevamente una línea original de trabajo al comparar la nomenclatura y los usos de plantas medicinales en la zona mixe del Istmo y las comunidades zoqueanas de la Sierra de Santa Marta. Encuentran nombres cognados (es decir, derivados del protomixezoque) para 15 especies significativas en la farmacopea de ambos grupos y usos similares para 62 de las 123 plantas compartidas. Concluyen que es muy probable que el conocimiento de esas especies represente una herencia cultural que guardan mixes y zoques desde tiempos olmecas. Investigaciones comparativas similares entre otros grupos emparentados lingüísticamente pueden aportar evidencia para reconstruir la historia del manejo de varias especies.

21 Las familias más diversificadas del mundo y el número de lenguas de cada una son las siguientes, según Gordon (2005): *1*] Níger-Congo, 1 514; *2*] austronesia, 1 268; *3*] trans-Nueva Guinea, 564; *4*] indoeuropea, 449; *5*] sinotibetana, 403; *6*] afroasiática, 375; *7*] australiana, 263; *8*] nilosahariana, 204; *9*] otomangue, 174; *10*] austroasiática, 169. Las familias más extensas de América, después de la otomangue, son: *1*] tupí, 76; *2*] maya, 69; *3*] arahuaca, 64; *4*] yutonahua, 61; *5*] nadene, 47; *6*] quechua, 46; *7*] álgica, 44; *8*] penutiana, 33; *9*] caribe y macro-ge, ambas con 32.

22 El Inali (2005) cita las autodesignaciones **ñätho**, **n'yühü** y **hñuhmu**, además de **hñähñu**. El *Ethnologue* registra la denominación **hñahñu** para el otomí del Mezquital, **yuhu** para el de la zona alta oriental y **hñatho** para el del Estado de México. El *Catálogo* del Inali (2007) cita los nombres propios **ñuju/ñoju/yühu** para la variante de la sierra, **yühmu** para la de Ixtenco, **nü'hü** para la de Tilapa, **hñähñu/ñöthó/ñható/hñothó/ñóhño** para la del centro, **hñähñú/ñänhú/ñandú/ñóhnño/ñanhmu** para la del Valle del Mezquital, **ñöhñö/ñähñá** para la del oeste del Valle del Mezquital, **hñönho/ñühú/ñanhú** para la del noroeste (Gto. y Qro.), **hñäñho** para la del noroeste bajo (Qro.) y **ñathó** para la del oeste (Mich.).

23 El otomí de Tilapa se habla en Santiago Tilapa, municipio de Tianguistenco, Estado de México. El *Ethnologue* ubica al otomí de la zona "alta oriental" en Huehuetla y San Bartolo, Hgo., y Tlachichilco e Ixhuatlán, Ver.; estima 50% de inteligibilidad del otomí del Mezquital por parte de hablantes de esta variante. El otomí de Tenango se habla en el área de Tenango de Doria, Hgo., y comunidades vecinas en el norte de Puebla; la misma fuente cita 53% de inteligibilidad del otomí de la zona alta oriental. El otomí de Texcatepec se habla en el municipio del mismo nombre y en el de Zontecomatlán, Ver.; su comprensión del otomí de la zona alta oriental es de 70 a 79%, según el *Ethnologue*. El otomí de

Ixtenco, hablado en San Juan Ixtenco, Tlaxcala, parece ser la variante más divergente, con solo 41% de inteligibilidad del otomí del Estado de México, y porcentajes aún más bajos de comprensión de otras variantes.

24 El *Ethnologue* registra varios dialectos del mazahua central, que muestran diferencias fonológicas y gramaticales sustanciales, y variación de inteligibilidad entre unos y otros de 85 a 100 por ciento.

25 El Inali (2005) reconoce que la autodenominación chinanteca varía de lengua a lengua; cita como ejemplos **jmiih**, "idioma", y **ju jmi'**, "palabra antigua", sin indicar su procedencia. La literatura etnográfica registra los términos **huhmei**, **wa-hmi** y **dzah-hmi** para distinguir a las comunidades chinantecas de la zona central (Valle Nacional, Chiltepec, Jacatepec y Ayotzintepec), oriental (Petlapa, Lalana y Jocotepec) y suroccidental (Yólox, Quiotepec y Comaltepec), respectivamente. El *Catálogo* del Inali (2007) reporta diversas autodenominaciones para cada una de las 11 variantes que reconoce.

26 El *Ethnologue* reporta que los hablantes de la lengua de Acatepec (**me'pa wí'ìn**) muestran 83% de inteligibilidad de la de Malinaltepec; los de Azoyú (**tsíndíí**) 50% de la de Malinaltepec, y los de ésta (**mañuwîìn**) 50% de la de Tlacoapa (**mínguíín**).

27 El Inali (2005) registra dos formas en la autodenominación de estas lenguas: **ñomndaa**, en Xochistlahuaca, y **ñonndaa** o **jñon'ndaa**, en San Pedro Amuzgos, que al parecer significa "lengua de agua".

28 Josserand presenta una estimación glotocronológica preliminar de 2 300 años de divergencia entre el habla de Zapotitlán Palmas en la Mixteca Baja y la de San Miguel Sosola en la Mixteca Alta.

29 El Inali (2005) registra las autodenominaciones **xutta enima**, **chjotá énna** y **cha ndaxindí** ("personas que hablan nuestra lengua"), sin especificar a cuáles variantes corresponden.

30 Como en otras lenguas otomangues, el nombre propio del grupo y de la lengua varían de una comunidad a otra: **cha'tnio** en Nopala, **chat'tña** en Yaitepec y **tasa'jnya** en Tataltepec, "palabra trabajosa, difícil" (Inali 2005).

31 Al seguir los criterios de clasificación del *Ethnologue*, el zapoteco es el grupo de lenguas cercanamente emparentadas más diversificado en el continente, y uno de los más numerosos del mundo. El nombre propio de la lengua solo en un área de la Sierra Sur puede servir para ilustrar la variación interna del zapoteco medular: **dizde**, **diste'**, **di'izhdë**, **ditsë** (Smith Stark 2003).

32 Las estimaciones del número de hablantes consignadas en el *Ethnologue* tienden a sobrevalorar la población real: Rosemary Beam (com. pers. 2006), quien ha documentado el zapoteco de San Agustín Mixtepec, donde el *Ethnologue* registra 59 personas en 1994, reporta que queda una sola persona que habla la lengua.

33 "Tarasco" parece derivar de un término equivalente a "suegro" y puede tener por ello connotaciones insultantes.

34 Los ejemplos que cita Kaufman (2001: 27-28) de términos en náhuatl que fueron tomados en préstamo del totonaco incluyen **pocho:tl** (ceiba), **xo:no:tl** (jonote), **ma:tzahtli** (piña), **zakatl** (zacate), **pawa** (pahua).

35 El Inali (2005) cita tres autodesignaciones de este grupo: **lhiimaasipihni**, "lengua"; **lhiimaq'alhq'ama**, "personas", y **kinchiwiinti'an**, "nuestra palabra".

36 El *Ethnologue* registra cinco lenguas extintas entre los 61 miembros de la familia yutonahua: el cupeño de California, el tubar de Chihuahua, el tepecano del norte de Jalisco, el náhuatl clásico del centro de México y el náhuatl de Tabasco. La misma fuente considera que ocho lenguas más están próximas a desaparecer, siete de ellas habladas en California: panamint, kawaiisu, mono, cahuilla, luiseño, serrano y tübatulabal, y el pipil de El Salvador. Campbell (1997) agrega a la lista de lenguas extintas el kitanemuk, lengua californiana cercanamente emparentada con el serrano; el gabrieleño y el fernandeño, lenguas hermanas también de California; el ópata y el eudeve, habladas antiguamente en Sonora, y el pochuteco de Oaxaca.

37 Algunas fuentes distinguen como una tercera variante lingüística a los **hia'ced o'odam**, "gente de la arena", habitantes del Pinacate y el desierto de Yuma.

38 Los dos puntos en la sílaba **o:b** indican que la vocal es larga.

39 Según el Inali (2005), "Las lenguas tarahumaras cuentan con distintos nombres para autodenominarse... por ejemplo **ralámuli**, hipoteticamente interpretado como pies ligeros, corredores o personas...".

40 El Inali (2005) cita el origen del nombre del grupo en el término **mayoa**, "personas de la ribera", quienes llaman a su lengua **mayonokki**.

41 De acuerdo con el Inali (2005), yaqui es la forma castellanizada de **hiaki**, "personas que hablan fuerte", quienes llaman a su lengua **hiaknooki** y se identifican a sí mismos como **yoeme**, "personas".

42 Según el Inali (2005), el nombre castellanizado huichol deriva de **wixárika**, "curanderos, doctores". El *Ethnologue* cita como designación propia **vixaritari vaniuki**.

43 Algunos autores distinguen tres grupos de dialectos nahuas, que denominan náhuatl, náhuat y náhual, en función de la forma del sufijo singular (-tl/-t/-l) asociado con el estado absolutivo en la clase más numerosa de raíces nominales. La mayoría de las variantes que usan el sufijo -t corresponden a la región norte-este, y los dialectos -l aparecen en la división centro-oeste de Kaufman, pero el sufijo -tl tiene una distribución compleja que parece reflejar la influencia posterior del náhuatl de la Cuenca de México en otras variantes. En este capítulo preferimos usar el genérico nahua para referirnos a las diversas variantes y el término específico náhuatl para los dialectos más próximos a la forma "clásica" documentada en el siglo XVI.

44 "Las lenguas nahuas cuentan con distintos nombres para autodenominarse... por ejemplo... **tomelatlahtol** 'nuestra lengua verdadera', y mexicano" (Inali 2005). En la variante de Tetelcingo, Morelos, la designación propia es **mösiehuali** (Gordon 2005).

45 El *Ethnologue* estima 76% de inteligibilidad de la variante de la costa de Michoacán para los hablantes del nahua de Durango.

46 El *Ethnologue* distingue las siguientes lenguas en la región Centro y Balsas: *1*] náhuatl central, con 40 000 hablantes (1980) en Tlaxcala y Puebla; *2*] náhuatl del centro-suroeste de Puebla, 16 000 (1998); *3*] nahua de Coatepec, 1 400 (1990), en el sur del Estado de México y norte de Guerrero; *4*] náhuatl de Guerrero, 150 000 (1998), en el alto Balsas; *5*] náhuatl de Morelos, 15 000 (1990); *6*] nahua de Ometepec, 433 (1990), en el sureste de Guerrero y el extremo occidental de Oaxaca; *7*] nahua de Temascaltepec, 311 (1990), en San Mateo Almomoloa y comunidades vecinas al suroeste de Toluca; *8*] náhuatl de Tetelcingo, Morelos, 3 500 (1990); *9*] náhuatl de Tlamacazapa, Guerrero, 1 548 (1990). Estima los siguientes niveles de inteligibilidad para el nahua de Coatepec: 54% de Santa Catarina (náhuatl de Morelos), 48% de Atliaca y 35% de Copalillo (náhuatl de Guerrero), 28% de Zongolica (náhuatl de Orizaba); para el náhuatl de Morelos: 69% de Atliaca, 36% de Pómaro (nahua de Michoacán), 34% de Tetelcingo, 27% de Chilac (náhuatl del sureste de Puebla), 19% de Tatóscac (nahua de la Sierra de Puebla); para el nahua de Temascaltepec: 53% de Coatepec, 45% de Pómaro, 40% de Santa Catarina; para el náhuatl de Tlamacazapa: 79% del náhuatl del alto Balsas.

47 En la región de la Sierra Madre Oriental y la costa del Golfo, el *Ethnologue* reconoce las siguientes lenguas: *1*] nahua de la Huasteca central, 200 000 hablantes (2000), en Hidalgo y Veracruz; *2*] nahua de la Huasteca oriental, 410 000 (1991), en Hidalgo, Veracruz y Puebla; *3*] nahua de la Sierra de Puebla, 125 000 (1983), en Zacapoaxtla y municipios aledaños; *4*] nahua de Huaxcaleca, 7 000 (1990), en Chichiquila y Chilchotla, Pue.; *5*] nahua istmeño de Cosoleacaque, 5 144 (1990), sur de Veracruz; *6*] nahua istmeño de Mecayapan, 20 000 (1994), sur de Veracruz; *7*] nahua istmeño de Pajapan, 7 000 (1990), sur de Veracruz; *8*] náhuatl del norte de Oaxaca, 9 000 (1990); *9*] náhuatl del norte de Puebla, 60 000 (1990), en Naupan y municipios vecinos; *10*] náhuatl de Orizaba, 120 000 (1991), en la Sierra de Zongolica; *11*] nahua de Santa María la Alta, 2 472 (2000), al noroeste de Tehuacán, Pue.; *12*] náhuatl del sureste de Puebla, 130 000 (1991); *13*] náhuatl de San Miguel Tenango: 1 977 (2000), al sur de Zacatlán, Pue.; *14*] nahua de "Tlalitzlipa" (Tlalixtlipa), 108 (1990), al noreste de Zacatlán, Pue.; *15*] nahua de la Huasteca occidental, 400 000 (1991), en San Luis Potosí e Hidalgo. Las cifras demográficas que reporta el *Ethnologue* para las variantes de la Huasteca están infladas y se contradicen con otros datos de la misma fuente: la entrada para la última variante señala que "el dialecto central" (refiriéndose por lo visto a la primera de esta lista) tiene 100 000 hablantes. Las estimaciones de inteligibilidad interdialectal varían de 40% entre Santa María la Alta y Zongolica a 83% entre Pajapan, Cosoleacaque y Mecayapan, y 85% entre el náhuatl de la Huasteca oriental y el de la Huasteca occidental. Un observador anónimo (2005) niega que el nahua de Tlalixtlipa sea una lengua distinta de las variantes vecinas.

48 El *Ethnologue* considera extinta la variante de Tabasco, pero el Inali (2005) registra 22 localidades donde se habla nahua en el centro y occidente del estado; en ninguna de ellas sobrepasan los hablantes 5% de la población. De acuerdo con esta fuente, la lengua perdura en algunas comunidades de las zonas de Cupilco y Tecominoacán, que el *Ethnologue* cita como las áreas de distribución histórica de esa variante.

49 Una segunda lengua germánica, el *Plautdietsch*, llegaría a México posteriormente con los colonizadores menonitas que se asentaron en Chihuahua.

50 El catálogo de Martínez tampoco precisa en la mayoría de los casos de cuál variante proviene un nombre indígena dado, ya que anota simplemente "lengua azteca", "lengua zapoteca", etc. Algunas son identificadas de manera confusa, como la "lengua cuicatleca", que se refiere en algunos casos al cuicateco y en otros al cuitlateco, lengua extinta de Guerrero.

51 Los cuadros 16.3 y 16.4 no incluyen las lenguas habladas por refugiados guatemaltecos asentados a lo largo de la frontera sur en las últimas décadas.

52 Al preparar el cuadro 16.3 hemos tomado en cuenta los estudios lingüísticos y etnobiológicos acerca de los grupos binacionales realizados fuera del país, como es el caso de los pápagos y los mam; si excluimos esos trabajos, los índices disminuyen aún más.

Referencias

Academia de Lenguas Mayas de Guatemala. 2003a. *Jit'il q'anej yet q'anjob'al - Vocabulario q'anjob'al*, Ciudad de Guatemala.

Academia de Lenguas Mayas de Guatemala. 2003b. *Pujb'il yol mam - Vocabulario mam*, Ciudad de Guatemala.

Academia de Lenguas Mayas de Guatemala. 2003c. *Spaxti'al slolonelal - Vocabulario chuj*, Ciudad de Guatemala.

Academia de Lenguas Mayas de Guatemala. 2003d. *Yol tu kuyolb'al ixil - Vocabulario ixil*, Ciudad de Guatemala.

Academia de Lenguas Mayas de Guatemala. 2004. *Xtusulal aatin sa' Q'eqchi'; vocabulario Q'eqchi'*. Ciudad de Guatemala.

Acheson, N.H. 1966. Etnozoología zinacanteca, en E.Z. Vogt

(ed.). *Los zinacantecos: un pueblo tzotzil de los Altos de Chiapas*. Instituto Nacional Indigenista, México, pp. 433-454.

Aeda, A., y R.A. Bye. 2001. *Steps towards understanding a Huichol taxonomy of kieri*. Abstracts, 24th Annual Conference of the Society of Ethnobiology, Durango, Colorado. Disponible en <*www.ethnobiology.org/conference/abstracts/24*>.

Aguilar M., V. 1992. Flora y fauna de San Miguel Soyaltepec, comunidad mazateca de Oaxaca, en Á. González y M.A.Vásquez (eds.). *Etnias, desarrollo, recursos y tecnologías en Oaxaca*, CIESAS-Gobierno del Estado de Oaxaca, Oaxaca, pp. 73-82.

AIMAC. 2007. *Programa del XI Congreso de Investigadores del Mar de Cortés*, en <*www.aimac.uson.mx*> (consultada en mayo de 2007).

Ajpacaja, P.F, M.I. Chox, F.L. Tepaz y D.A. Guarchaj. 1996. *Diccionario del idioma K'iche'*. Proyecto Lingüístico Francisco Marroquín, Antigua, Guatemala.

Alarcón-Chaires, P. 2005a. Conocimiento purépecha de la naturaleza, en *La biodiversidad en Michoacán: estudio de caso*. CONABIO-Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente-Gobierno del Estado de Michoacán-Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, pp. 155.

Alarcón-Chaires, P. 2005b. *Flora, fauna y apropiación de la naturaleza en la región nahua de Michoacán*. UNAM-CONABIO-Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México.

Alatorre, E. 1996. *Etnomicología en la Sierra de Santa Marta*. Disponible en <*www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfC117.pdf*>.

Alcorn, J.B. 1984. *Huastec Mayan ethnobotany*. University of Texas Press, Austin.

Álvarez H., L. 1976. Breve estudio de las plantas medicinales en Hueyapan, Morelos, en T.C. Viesca (ed.), *Estudios sobre etnobotánica y antropología médica*. Instituto Mexicano para el Estudio de las Plantas Medicinales, México, pp. 85-111.

Amith, J.D. 2004. *Nahuatl cultural encyclopedia: Botany and zoology, Balsas River, Guerrero*, en <*www.famsi.org/reports/03049*> (consultada en junio de 2007).

Anderson, E.N., J. Cauich, A. Dzib, S. Flores, G. Islebe *et al.* 2005. *Las plantas de los mayas: etnobotánica en Quintana Roo, México*. CONABIO-Ecosur, México.

Anderson, E.N., y T.F. Medina. 2005. *Animals and the Maya in southeast Mexico*. University of Arizona Press, Tucson.

Anderson, L. 2001. *Vocabulario de palabras que se relacionan con el maíz en mixteco de Alacatlatzala, Guerrero*. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Angelo, C. 2007. Prime directive for the last Americans. *Scientific American* **296**:22-23.

Anónimo. 2005. *The people of Tlalitzlipa, Mexico*. Disponible en <*www.joshuaproject.net/profiles/text/t110095_mx.pdf*>.

Arellano, A., R. Rodríguez y P. Uuh. 1992. *Glosario de términos agrícolas maya-español*. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida.

Argueta, A. 1988. *Etnozoología p'urhé: historia, utilización y nomenclatura purhépecha de los animales*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Argueta, A. 2008. *Los saberes p'urhépecha; los animales y el diálogo con la naturaleza*. Universidad Michoacana San Nicolás Hidalgo-UNAM-Gobierno del Estado de Michoacán-UIIEM-Casa Juan Pablos Editores-PNUMA, México.

Aschmann, H.P. 1983. *Vocabulario totonaco de la Sierra*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", 7. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Aschmann, H.P., y E. Dawson. 1973. *Diccionario totonaco de Papantla, Veracruz*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 16. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Asicona, L., D. Méndez y R.D. Xinic.1998. *Diccionario ixil de San Gaspar Chajul*. Proyecto Lingüístico Francisco Marroquín, Antigua Guatemala.

Aulie, H.W., y E. Aulie. 1998. *Diccionario ch'ol de Tumbalá, Chiapas, con variaciones dialectales de Tila y Sabanilla*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 121. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Austin, J., M.R. Kalstrom y M. Hernández. 1995. *Diccionario popoloca de San Juan Atzingo, Puebla*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 33. Instituto Lingüístico de Verano, Tucson.

Barrera, B., y K. Dakin. 1978. *Vocabulario popoloca de San Vicente Coyotepec. Popoloca-español, español-popoloca*, Cuadernos de la Casa Chata, núm. 11. Centro de Investigaciones Superiores del Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.

Barrera Marín, A., A. Barrera Vázquez y R.M. López Franco. 1976. *Nomenclatura etnobotánica maya: una interpretación taxonómica*. INAH, México.

Bauml, J. 1989. A review of Huichol Indian ethnobotany, en S. Bernstein (ed.). *Mirrors of the gods: Proceedings of a symposium on the Huichol Indians*. San Diego Museum of Man Papers, no. 25, San Diego, pp. 1-10.

Bauml, J. 1994. *Ethnobotany of the Huichol people of Mexico*. Tesis de doctorado, Claremont Graduate School, Claremont.

Beaucage, P., y Taller de Tradición Oral del CEPEC. 1988. *Maseualxiujpajmej: Kuesalan, Puebla / Plantas medicinales indígenas: Cuetzalan, Puebla*. DIF, México.

Bellwood, P., y C. Renfrew (eds.). 2002. *Examining the farming/language dispersal hypothesis*. McDonald Institute for Archaeological Research, Cambridge, UK.

Berlin, B. 1992. *Ethnobiological cassification; principles of categorization of plants and animals in traditional societies*. Princeton University Press, Princeton.

Berlin, B. 1999 *One Maya Indian's view of the plant world*, *en* D. Medin y S. Atran, *Folk biology*. MIT Press, Cambridge.

Berlin, B., D.E. Breedlove y P.H. Raven. 1974. *Principles of Tzeltal plant classification: An introduction to the botanical ethnography of a Mayan-speaking people of highland Chiapas*. Academic Press, Nueva York.

Berlin, E.A., y B. Berlin (eds.). 1996. *Medical ethnobiology of the highland Maya of Chiapas, Mexico: The gastrointestinal diseases*. Princeton University Press, Princeton.

Berlin, E.A., y B. Berlin. 1997. *Enciclopedia etnomédica maya*. CD-ROM. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

Bernard, H.R., y J. Salinas. 1989. *Native ethnography: A Mexican indian describes his culture*. Sage Publications, Newbury Park.

Berthiaume, S. 2006. *El léxico del pame norte (xi'iuy): un reporte inicial*. Disponible en <*www.uaslp.mx/Usuarios/Uploads/Institutos/Investig_Humanisticas/Documentos/INEGI%20Pame%20Norte.pdf*>

Boot, E. (comp.). 1997. *Vocabulario lacandón maya-español (dialecto de Naja')*, en <*www.famsi.org/mayawriting/dictionary/boot/lacandon-de-naja_based-on_bruce1968.pdf*> (consultada en julio de 2007).

Bourbonnais-Spear, N., R. Awad, P. Maquin, V. Cal, P. Sánchez-Vindas *et al.* 2005. Plant use by the Q'eqchi' Maya of Belize in ethnopsychiatry and neurological pathology. *Economic Botany* **59**:326-336.

Breedlove, D.E., y N.A. Hopkins. 1970. A study of Chuj (Mayan) plants, with notes on their uses. I. *The Wasmann Journal of Biology* **28**:275-298.

Breedlove, D.E., y R.M. Laughlin (eds.). 1993. *The flowering of man: A Tzotzil botany of Zinacantán*. 2 vols. Smithsonian Contributions to Anthropology no. 35, Smithsonian Institution, Washington, D.C.

Brewer, F., y J.G. Brewer. 1962. *Vocabulario mexicano de Tetelcingo, Morelos: castellano-mexicano, mexicano-castellano*. Serie de vocabularios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 8. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Bricker, V.R., E. Po'ot y O. Dzul. 1998. *A dictionary of the Maya language as spoken in Hocabá, Yucatán*. University of Utah Press, Salt Lake City.

Brockway, E., T. Hershey y L. Santos. 2000. *Diccionario náhuatl del norte del estado de Puebla*. Serie de vocabularios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 42. Instituto Lingüístico de Verano-Universidad Madero de Puebla, México.

Brown, C.H. 1972. Huastec plant taxonomy. *Katunob* **8**:74-84.

Brown, C.H., y P.K. Chase. 1981. Animal classification in Juchitán Zapotec. *Journal of Anthropological Research* **37**:61-70.

Bye, R.A. 1976. *Ethnoecology of the Tarahumara of Chihuahua, Mexico*. Tesis de doctorado, Harvard University, Cambridge.

Bye, R.A. 1979. Hallucinogenic plants of the Tarahumara. *Journal of Ethnopharmacology* **1**:23-48.

Bye, R.A. 1981. Quelites-ethnoecology of edible greens-past, present, and future. *Journal of Ethnobiology* **1**:109-123.

Bye, R.A. 1986. Medicinal plants of the Sierra Madre: Comparative study of Tarahumara and Mexican market plants. *Economic Botany* **40**:103-124.

Bye, R.A., D. Burgess y A. Mares. 1975. Ethnobotany of the western Tarahumara of Chihuahua, Mexico: I. Notes on the genus *Agave*. *Botanical Museum Leaflets* **24**:85-112.

Caballero, J., y C. Mapes. 1985. Gathering and subsistence patterns among the P'urhepecha Indians of Mexico. *Journal of Ethnobiology* **5**:31-47.

Caballero, J., y L. Cortés. 2001. Percepción, uso y manejo tradicional de los recursos vegetales en México, en B. Rendón, S. Rebollar, J. Caballero y M.A. Martínez (eds.), *Plantas, cultura y sociedad*. UAM Iztapalapa-Semarnat, México.

Camou-Guerrero, A., V. Reyes-García, M. Martínez-Ramos y A. Casas. 2008. Knowledge and use value of plant species in a Rarámuri community: A gender perspective for conservation. *Human Ecology* **36**:259-272.

Campbell, L. 1997. *American Indian languages: The historical linguistics of Native America*. Oxford Studies in Anthropological Linguistics, no. 4. Oxford University Press, Nueva York.

Canales, M., T. Hernández, J. Caballero, A. Romo, A. Durán *et al.* 2006. Análisis cuantitativo del conocimiento tradicional de las plantas medicinales en San Rafael, Coxcatlán, Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México. *Acta Botánica Mexicana* **75**:21-43.

Canger, U. 1988. Náhuatl dialectology: A survey and some suggestions. *International Journal of American Linguistics* **54**:28-72.

Canger, U. 2001. *Mexicanero de la Sierra Madre Occidental*. Archivo de lenguas indígenas de México, 24. El Colegio de México, México.

Cardona, G.R. 1979. Categorías cognoscitivas y categorías lingüísticas en huave, en I. Signorini (ed.), *Los huaves de San Mateo del Mar*. Serie de Antropología Social, 59, Instituto Nacional Indigenista, México, pp. 315- 348.

Carrasco Z., A. 2007. *Diccionario mephaa*. Guwaa Ahngaa Mepha'á, A.C. (Academia de la Lengua Mepha'á). Anuncio de su publicación en *La Jornada de Guerrero*, 3 de marzo de 2007, en <*www.lajornadaguerrero.com.mx/2007/03/03/index.php?section=regiones&article=009n4reg*> (consultada en marzo de 2007).

Casad, E.H. 1974. *Dialect intelligibility testing*. Summer Institute of Linguistics. University of Oklahoma, Norman.

Casad, E.H. 1980. Life-form classification in Cora. Manuscrito inédito citado en C.H. Brown (ed.), *Language and living things: Uniformities in folk classification and naming*. Rutgers University Press, New Brunswick.

Casas, A., J.L. Viveros y J. Caballero. 1994. *Etnobotánica mixteca: sociedad, cultura y recursos naturales en La Montaña de Guerrero*. Instituto Nacional Indigenista-Conaculta, México.

Casaus, M.B. 2003. *Quantitative ethnobotany and acculturation among the Rarámuri of the Sierra Tarahumara, Chihuahua, Mexico*. Ponencia presentada en la 44ª Reunión Anual, Society for Economic Botany, Tucson, en <*www.econbot.org/_organization_/07_annual_meetings/meeting_abstracts/2003.php*> (consultada en junio de 2007).

Casiano, F. 2008. *Diccionario básico de la lengua mixteca; variante de Cuatzoquitengo, Gro*. Edición del autor.

Castetter, E.F., y R.M. Underhill. 1935. Ethnobiological studies in the American Southwest II. The ethnobiology of the Papago Indians. *University of New Mexico Bulletin*. **4**:1-84.

Cedillo, A., y J. Ramírez. 1999. *Diccionario del idioma ixil de Santa María Nebaj*. Proyecto Lingüístico Francisco Marroquín, Antigua, Guatemala.

Chacón, S. 1988. Conocimiento etnoecológico de los hongos en Plan del Palmar, Municipio de Papantla, Veracruz, México. *Micología Neotropical Aplicada* **1**:45-54.

Chávez, M. 1997. *Etnobotánica de San Jerónimo Bonchuté, México*. Colección de Cuadernos de Cultura Universitaria, 16, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca.

Chax press. Sin fecha. Nota biográfica sobre Felipe S. Molina, en <*www.chax.org/poets/eversmolina.htm*> (consultada en junio de 2007).

Church, C.E., y K. Church. 1955. *Vocabulario castellano-jacalteco, jacalteco-castellano*. Instituto Lingüístico de Verano, Ciudad de Guatemala.

Clark, L.E. 1981. *Diccionario popoluca de Oluta*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 25, Instituto Lingüístico de Verano, México.

Clark, L.E., y N. Davis. 1960. *Vocabulario popoluca de Sayula*. Serie de vocabularios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 4, Instituto Lingüístico de Verano-SEP, México.

Cojti M., N., M. Chacach C. y M.A. Calí. 1998. *Diccionario kaqchikel*. Proyecto Lingüístico Francisco Marroquín, Antigua, Guatemala.

Colegio de Lenguas y Literatura Indígenas. 1997a. *Diccionario español-otomí*. Instituto Mexiquense de Cultura, Toluca.

Colegio de Lenguas y Literatura Indígenas. 1997b. *Diccionario mazahua-español*. Gobierno del Estado de México, Toluca.

Collard, H., y E.S. Collard. 1962. *Vocabulario mayo: castellano-mayo, mayo-castellano*. Serie de vocabularios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 6, Instituto Lingüístico de Verano, México.

Collier, G.A. 1975. *Fields of the Tzotzil: The ecological basis of tradition in Highland Chiapas*. University of Texas Press, Austin.

Collins, D.A., y J. Liukkonen. 2002. Q'eqchi' Maya cultural adaptation and acquisition of plant names, en J.R. Stepp, F.S. Wyndham y R. Zarger (eds.) *Ethnobiology and biocultural diversity*. University of Georgia Press, Athens, pp. 633-646.

Cook, S.F., y W.W. Borah. 1963. *The Indian population of central Mexico*. University of California Press, Berkeley.

Couro, T., y C. Hutcheson. 1973. *Dictionary of Mesa Grande Diegueño; 'Iipay Aa-English/English-'Iipay Aa*. Malki Museum Press, Banning.

Crawford, J.M. 1989. *Cocopa dictionary*. University of California publications in Linguistics, vol. 114, University of California Press, Berkeley.

Cu C., C.H. 1998. *Ch'ina tusleb' aatin: Q'eqchi' - kaxlan aatin ut kaxlan aatin - Q'eqchi'; vocabulario Q'eqchi' - español, español - Q'eqchi'*. Universidad Rafael Landívar, Ciudad de Guatemala.

Cuevas, S.S. 1985. *Ornitología amuzga: un análisis etnosemántico*. Colección Científica, 145, INAH, México.

Cuevas, S. 1987. *The Amuzgos' zoological world: An ethnoscientific approach*. Tesis de doctorado, SUNY, Albany.

Curtin, L.S.M. 1984. *By the prophet of the Earth: Ethnobotany of the Pima*. University of Arizona Press, Tucson.

Dawson, E.Y. 1944. Some ethnobotanical notes on the Seri Indians. *Desert Plant Life* **16**:133-138.

De Ávila, A. 2004. La clasificación de la vida en las lenguas de Oaxaca, en A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M.A. Briones-Salas. (eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-WWF, México, pp. 481-539.

De Ávila, A., A.L. Welden y G. Guzmán. 1980. Notes on the ethnomycology of Hueyapan, Morelos, Mexico. *Journal of Ethnopharmacology* **2**:311-322.

De Diego, A., F. Pascual, N.P. de Nicolás, C.F. Gonzales, J.S. Matías y F.E. Fernández. 1996. *Diccionario del idioma Q'anjob'al*. Proyecto Lingüístico Francisco Marroquín, Antigua, Guatemala.

De la Cruz, M. 1552. *Libellus de medicinalibus indorum herbis*. Edición facsimilar, 1991. IMSS-Fondo de Cultura Económica, México.

Dirección General de Culturas Populares. 1988. *Herbolaria y etnozoología en Papantla*. Programa de Artesanías y Culturas Populares, SEP, México.

Domínguez, M. y D. Aguilar. 1993. *Diccionario popoloca de San Felipe Otlaltepec, municipio de Tepexi de Rodríguez, estado de Puebla*. Instituto Nacional Indigenista, México.

Durán, A. 1999. *Estructura y etnobotánica de la selva alta perennifolia de Nahá, Chis*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Egland, S.T. (comp.). 1978. *La inteligibilidad interdialectal en México: resultados de algunos sondeos*. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Ehret, C., y M. Posnansky (comps.). 1982. *The archaeological and linguistic reconstruction of African history*. University of California Press, Berkeley.

Elson, B.F., y D. Gutiérrez G. 1999. *Diccionario popoluca de la Sierra, Veracruz*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 41, Instituto Lingüístico de Verano, México.

Encyclopaedia Britannica. 2006. <*www.britannica.com*> (consultada en agosto de 2006).

Engel, R., M. Allhiser y J.M. Álvarez. 1987. *Diccionario zoque de Francisco León*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", 30, Instituto Lingüístico de Verano, México.

Escalante, R. 1962. *El cuitlateco*. Publicaciones del Departamento de Investigaciones Antropológicas, 9, INAH, México.

Escalante, R. 1982. Clasificación matlatzinca de plantas y hongos. *Memorias del Simposio de Etnobotánica*, México.

Escalante, R. 1996. Datos etnobotánicos de los zoques-popolucas de Veracruz, en M.E. Morales y E. Malvido (coords.), *Historia de la salud en México*. Colección Científica, 325, INAH, México, pp. 115-130.

Escalante, R. 1997. *Diccionario matlatzinca-español: fonemas*. Instituto Mexiquense de Cultura, Toluca.

Estrada, E., J.A. Villarreal, C. Cantú, I. Cabral, L. Scott *et al.* 2007. Ethnobotany in the Cumbres de Monterrey National Park, Nuevo León, Mexico. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* **3**:8. doi:10.1186/1746-4269-3-8. Disponible en <*www.ethnobiomed.com/content/3/1/8*>.

Estrada, F.Z. 1998. *Pima bajo de Yepachi, Chihuahua*. Archivo de Lenguas Indígenas de México, 21, El Colegio de México, México.

Estrada, F.Z., *et al.* 2004. *Diccionario yaqui-español y textos: obra de preservación lingüística*. Universidad de Sonora-Plaza y Valdés Editores, México.

Estrada, T.A. y R.M. Aroche. 1987. Acervo etnomicológico en tres localidades del municipio de Acambay, Estado de México. *Revista Mexicana de Micología* **3**:109-132.

Evers, L., y F.S. Molina. 1987. *Yaqui deer songs / maso bwikam Sun Tracks*. University of Arizona Press, Tucson.

Evers, L., y F.S. Molina. 1990. *Wo'i bwikam / coyote songs: songs from the Yaqui bow leaders' society*. CHAX Press, Tucson.

Farfán, H.B. 2001. *Aspectos ecológicos y etnobotánicos de los recursos vegetales de la comunidad mazahua Francisco Serrato, Mpio. de Zitácuaro, Michoacán, México*. Tesis de licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.

Farfán, H.B., A. Casas, G. Ibarra M. y É. Pérez. 2007. Mazahua ethnobotany and subsistence in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Economic Botany* **61**:173-191.

Felger, R.S., y M.B. Moser. 1970. Seri use of *Agave* (century plant). *Kiva* **35**:159-167.

Felger, R.S., y M.B. Moser. 1971. Seri use of mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *torreyana*). *Kiva* **37**:53-60.

Felger, R.S., y M.B. Moser. 1974a. Columnar cacti in Seri Indian culture. *Kiva* **39**:257-275.

Felger, R.S., y M.B. Moser. 1974b. Seri Indian pharmacopeia. *Economic Botany* **28**:414-436.

Felger, R.S., y M.B. Moser. 1976. Seri Indian food plants: Desert subsistence without agriculture. *Ecology of Food and Nutrition* **5**:13-27.

Felger, R.S., y M.B. Moser. 1985. *People of the desert and sea: Ethnobotany of the Seri Indians*. University of Arizona Press, Tucson.

Felger, R.S., P.L. Warren, L.S. Anderson y G.P. Nabhan. 1992. Vascular plants of a desert oasis: Flora and ethnobotany of Quitobaquito, Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* **8**:1-39.

Felipe, D.M. 1998. *Diccionario del idioma chuj*. Proyecto Lingüístico Francisco Marroquín, Ciudad de Guatemala.

Flannery, K.V. (ed.). 1986. *Guilá Naquitz: Archaic foraging and early agriculture in Oaxaca, Mexico*. Academic Press, Nueva York.

Frei, B., M. Baltisberger, O. Sticher y M. Heinrich. 1998. Medical ethnobotany of the Zapotecs of the Isthmus-Sierra (Oaxaca, Mexico): Documentation and assessment of indigenous uses. *Journal of Ethnopharmacology* **62**:149-165.

García, A., S. Yac y D. Henne. 1995. *Diccionario quiché-español*. Instituto Lingüístico de Verano de Centroamérica, Ciudad de Guatemala.

Garibay-Orijel, R., J. Caballero, A. Estrada-Torres y J. Cifuentes. 2007. Understanding cultural significance, the edible mushroom case. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* **3**:4 doi:10.1186/1746-4269-3-4 Disponible en <*www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1779767*>.

Gentry, H.S. 1942. *Rio Mayo plants: A study of the flora and vegetation of the valley of the Rio Mayo, Sonora*. Carnegie Institution of Washington, publication 527, Washington, D.C.

Gentry, H.S. 1963. The Warihio Indians of Sonora-Chihuahua: An ethnographic survey. *Bureau of American Ethnography Bulletin* **186**:61-144.

Gispert, M., y H. Rodríguez. 1998. *Los coras: plantas alimentarias y medicinales de su ambiente natural*. Conaculta-Instituto Nacional Indigenista-Instituto Nacional de Ecología, México.

Gispert, M., y H. Rodríguez. 1999. Aprovechamiento de los recursos fitogenéticos silvestres - alimentarios y medicinales de los tepehuanes de San Andrés Milpillas, Municipio de Huajicori, Nayarit. *Mexicoa* **1**:9-20.

Góngora, E. 1987. Etnozoología lacandona: la herpetofauna de Lacanjá-Chansayab. *Cuadernos de Divulgación, Inireb, Xalapa* **31**:1-31.

González, E., y R. Galván. 1992. El maguey (*Agave* spp.) y los tepehuanes de Durango. *Cactáceas y Suculentas de México* **37**:3-10.

González, J. 1982a. *Ecología humana y etnobotánica de un pueblo campesino de la Sierra Nevada: Santa Catarina del Monte, Edo. de Méx.* Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
González, J. 1982b. Notas sobre etnomicología náhuatl. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* **17**:181-186.
González, M. 1991. Ethnobotany of the Southern Tepehuan of Durango, Mexico: I. Edible mushrooms. *Journal of Ethnobiology* **11**:165-173.
González, R.J. 2001. *Zapotec science: Farming and food in the Northern Sierra of Oaxaca.* University of Texas Press, Austin.
Gordon, R.G., Jr. (ed.). 2005. *Ethnologue: Languages of the world.* 15ª ed. Summer Institute of Linguistics International, Dallas, Texas en <*www.ethnologue.com*> (consultada de agosto de 2006 a junio de 2007).
Gray, R.D., y F.M. Jordan. 2000. Language trees support the express-train sequence of Austronesian expansion. *Nature* **405**:1052-1055.
Gray, R.D., y Q.D. Atkinson. 2003. Language-tree divergence times support the Anatolian theory of Indo-European origin. *Nature* **426**:435-439.
Grimes, J.E. 1980a. Huichol life form classification. I: Animals. *Anthropological Linguistics* **22**:187-200.
Grimes, J.E. 1980b. Huichol life form classification. II: Plants. *Anthropological Linguistics* **22**:264-274.
Grimes, J.E., P. de la Cruz, J. Carrillo, R. Díaz, A. de la Rosa *et al.* 1981. *El huichol: apuntes sobre el léxico*. Cornell University, Ithaca.
Harmon, D. 1995. Losing species, losing languages: Connections between biological and linguistic diversity. *Southwest Journal of Linguistics* **15**:89-108.
Harrison, R., M. Harrison y C. García. 1981. *Diccionario zoque de Copainalá*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 23, Instituto Lingüístico de Verano, México.
Harrison, R., y M.B. Harrison. 1984. *Vocabulario zoque de Rayón*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 28, Instituto Lingüístico de Verano, México.
Heinrich, M. 1989. Ethnobotanik der Tieflandmixe (Oaxaca, Mexiko) und Phytochemische Untersuchung von *Capraria biflora* L. (Scrophulariaceae). *Dissertationes Botanicae*, vol. 144. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlín.
Heinrich, M. 1998. Indigenous concepts of medicinal plants in Oaxaca, Mexico: Lowland Mixe plant classification based on organoleptic characteristics. *Angewandte Botanik* **72**:75-81.
Heinrich, M., y B. Antonio. 1993. Medicinal plants in a lowland Mixe Indian community (Oaxaca, Mexico): Management of important resources. *Angewandte Botanik* **67**:141-144.
Hekking, E., y A.J. Severiano. 1989. *Diccionario español-otomí de Santiago Mexquititlán*. Universidad Autónoma de Querétaro, Querétaro.
Hernández, F. 1570-1577. *Historia de las plantas de Nueva España*. Edición facsimilar de 1942-1946, UNAM, México.
Hernández, L., M. Victoria y D.S. Crawford. 2004. *Diccionario del hñähñu (otomí) del Valle del Mezquital, Estado de Hidalgo*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 45, Instituto Lingüístico de Verano, México.
Hernández Xolocotzi, E. 1998. Aspectos de la domesticación de plantas en México: una apreciación personal, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 715-735.
Hill, J.H. 2001. Proto-Uto-Aztecan: A community of cultivators in central Mexico? *American Anthropologist* **103**: 913-934.
Hilton, K.S. 1993. *Diccionario tarahumara de Samachique, Chihuahua, México*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 101, Instituto Lingüístico de Verano, Tucson.
Hollenbach, B.E. 1980. El mundo animal en el folklore de los triques de Copala. *Tlalocan* **VIII**:437-490.
Hopkins, N.A. 1980. Chuj animal names and their classification. *Journal of Mayan Linguistics* **2**:13-39.
Hopkins, N.A. 1984. Otomanguean linguistic prehistory, en K. Josserand, M. Winter y N.A. Hopkins (eds.), *Essays in Otomanguean cultural history*. Vanderbilt University Publications in Anthropology, no. 31, Nashville, pp. 25-64.
Hostnig, R., R. Hostnig y L.Vásquez. 1998. *Etnobotánica mam*. Parte 1: *La cultura agrícola y material del pueblo mam de Quetzaltenango y su relación con el mundo vegetal*. Parte 2: *Enciclopedia botánica mam*. GTZ, Guatemala.
Hovey, K., y D. Rissolo. 1999. The process and sociocultural significance of gopher trapping in a modern Yucatec Maya community. *Journal of Ethnobiology* **19**:261-276.
Hunn, E.S. 1977. *Tzeltal folk zoology: The classification of discontinuities in nature*. Academic Press, Nueva York.
Hunn, E.S. 2002. Evidence for the precocious acquisition of plant knowledge by Zapotec children, en J.R. Stepp, F.S. Wyndham y R.K. Zarger (eds.), *Ethnobiology and biocultural diversity*. International Society of Ethnobiology, Athens, Georgia, pp. 604-613.
Hunn, E.S. 2008. *A Zapotec natural history. Trees, herbs, and flowers; birds, beasts, and bugs in the life of San Juan Gbëë*. University of Arizona Press, Tucson (en prensa).
Inali. 2005. *Catálogo de lenguas indígenas mexicanas: cartografía contemporánea de sus asentamientos históricos*. Serie cartografía. Secretaría de Educación Pública, México.
Inali. 2007. *Catálogo de las lenguas indígenas nacionales: variantes lingüísticas de México con sus autodenominacio-*

nes y referencias geoestadísicas. Disponible en <*www.inali.gob.mx/catalogo2007*>.

Inali. 2008. *Catálogo de las lenguas indígenas nacionales: variantes lingüísticas de México con sus autodenominaciones y referencias geoestadísticas. Diario Oficial de la Federación*, 14 de enero de 2008.

INE. 1996. *Estudio técnico justificativo para la creación del área natural protegida de Nahá*. Inédito. Semarnap, México.

INI. 1994. *Flora medicinal indígena en México*, t. II, Instituto Nacional Indigenista-Biblioteca de la Medicina Tradicional, México.

Isidro-Vásquez, M.A. 1997. *Etnobotánica de los zoques de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas*. Instituto de Historia Natural-Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.

Jewett, D., y M. Willis. 1996. *A'u u' uva'a uv'a molel ca ink'a kuyolb'al atz tuch' yolb'al castiiya; diccionario ixil de Chajul*. Instituto Lingüístico de Verano de Centroamérica, Ciudad de Guatemala.

Joël, J. 1966. *Paipai phonology and morphology*. Tesis de doctorado, University of California, Los Ángeles.

Joël, J. 1976. Some Paipai accounts of food gathering. *Journal of California Anthropology* **3**:59-71.

Johnson, H.A. Sin fecha. *San Miguel Chimalapa soke*. Mesoamerican Languages Documentation Project, en <*www.albany.edu/anthro/maldp/mig.html*> (consultada en noviembre de 2006).

Josserand, J.K. 1983. *Mixtec dialect history*. Tesis de doctorado, Tulane University, Nueva Orleans.

Kashanipour, R., y R.J. McGee. 2004. Northern Lacandon Maya medicinal plant use in the communities of Lacanjá, Chan Sayab, and Naha', Chiapas, Mexico. *Journal of Ecological Anthropology* **8**:47-66.

Kaufman, T. 1967-2003a. Motozintla Kotoke lexical database, 5845 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**:193-237.

Kaufman, T. 1967-2003b. Tuzantán Kotoke lexical database, 4752 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**:193-237.

Kaufman, T. 1969/1984-1993. Huasteca Nawa lexical database, 13 166 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**:193-237.

Kaufman, T. 1989. *The phonology and morphology of Zapotec verbs*. Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM, México.

Kaufman, T. 1990. Early OtoManguean homelands and cultures: Some premature hypotheses. *University of Pittsburgh Working Papers in Linguistics* **1**:91-136.

Kaufman, T. 2001. *Language history and language contact in pre-classic Meso-America, with especial focus on the languages of Teotihuacán*. Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM, México. Manuscrito inédito.

Kaufman, T., y H.A. Johnson. 1994-2005. San Miguel Chimalapa, Oaxaca Soke lexical database, 14 530 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**:193-237.

Kaufman, T., y J. Justeson. 2001. *Epi-Olmec hieroglyphic writing and texts*. Disponible en <*www.albany.edu/anthro/maldp/EOTEXTS.pdf*>.

Kaufman, T., y J. Justeson. 2003. *A preliminary Mayan etymological dictionary*. Disponible en <*www.famsi.org/reports/01051/pmed.pdf*>.

Kaufman, T., y V. Himes. 1993-2005. Soteapan Gulf Sokean lexical database, 14 283 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**:193-237.

Kaufman, T., J. Justeson y R. Zavala M. Sin fecha. Project for the documentation of the languages of Mesoamerica (PDLMA), en <*www.albany.edu/anthro/maldp*> (consultada en noviembre de 2006).

Kaufman, T., y W.M. Norman. 1994-2005. Santa María Chimalapa, Oaxaca Soke lexical database, 16 738 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**:193-237.

Keller, K.C., y P. Luciano. 1997. *Diccionario chontal de Tabasco (mayense)*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 36, Instituto Lingüístico de Verano, México.

Kelly, I., y A. Palerm. 1952. *The Tajin Totonac: History, subsistence, shelter and technology*. Smithsonian Institution, Institute of Social Anthropology, Washington, D.C.

Key, H., y M. Ritchie. 1953. *Vocabulario mexicano de la Sierra de Zacapoaxtla, Puebla*. Instituto Lingüístico de Verano-SEP, México.

Kiemele, M.M. 1975. *Vocabulario mazahua-español y español-mazahua*. Biblioteca Enciclopédica del Estado de México, México.

Laferrière, J.E. 1991a. *Optimal use of ethnobotanical resources by the Mountain Pima of Chihuahua, Mexico*. Tesis de doctorado, The University of Arizona, Tucson.

Laferrière, J.E. 1991b. Mountain Pima ethnomycology. *Journal of Ethnobiology* **11**:159-160.

Laferrière, J.E. 1995. A dynamic nonlinear optimization study of Mountain Pima subsistence technology. *Human Ecology* **23**:1-28.

Laferrière, J.E., C.W. Weber y E.A. Kohlhepp. 1991. Use and nutritional composition of some traditional Mountain Pima plant foods. *Journal of Ethnobiology* **11**:93-114.

Lampman, A. 2004. *Maya ethnomycology: Naming, classifica-*

tion and use of mushrooms in the Highlands of Chiapas, Mexico. Tesis de doctorado, University of Georgia, Athens.

Larsen, R.S. 1955. *Vocabulario huasteco del estado de San Luis Potosí*. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Lastra, Y. 1986. *Las áreas dialectales del náhuatl moderno*. Serie Antropológica, 62, Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM, México.

Lastra, Y., y F. Horcasitas. 1976. El náhuatl en el Distrito Federal, México. *Anales de Antropología* **13**:103-136.

Lastra, Y., y F. Horcasitas. 1977. El náhuatl en el oriente del Estado de México. *Anales de Antropología* **14**:165-226.

Lastra, Y., y F. Horcasitas. 1978. El náhuatl en el norte y el occidente del Estado de México. *Anales de Antropología* **15**:185-250.

Latorre, D., y F.A. Latorre. 1977. Plants used by the Mexican Kickapoo Indians. *Economic Botany* **31**:340-357.

Laughlin, R.M. 1975. *The great Tzotzil dictionary of San Lorenzo Zinacantán*. Smithsonian Contributions to Anthropology, no. 19, Washington, D.C.

Laughlin, R.M., y J.B. Haviland. 1988. *The great Tzotzil dictionary of Santo Domingo Zinacantán with grammatical analysis and historical commentary*. Smithsonian Contributions to Anthropology, no. 31, Washington, D.C.

Lenkersdorf, C. 1979. *B'omak'umal tojol 'ab'al-kastiya; diccionario tojolabal-español, idioma mayance de los Altos de Chiapas*. Ediciones Nuestro Tiempo, México.

Lenkersdorf, C. 2006. *La semántica del tojolabal y su cosmovisión*. Centro de Estudios Mayas-Instituto de Investigaciones Filológicas, UNAM, México.

Leonti, M., O. Sticher y M. Heinrich. 2002. Medicinal plants of the Popoluca, Mexico: Organoleptic properties as indigenous selection criteria. *Journal of Ethnopharmacology* **81**:307-315.

Leonti, M., F. Ramírez, O. Sticher y M. Heinrich. 2003a. Medicinal flora of the Popoluca, Mexico: A botanical systematical perspective. *Economic Botany* **57**:218-230.

Leonti, M., O. Sticher y M. Heinrich. 2003b. Antiquity of medicinal plant usage in two Macro-Mayan ethnic groups (Mexico). *Journal of Ethnopharmacology* **88**:119-124.

Lope, J.M. (dir.), *et al.* 1990-2000. *Atlas lingüístico de México*. Tomo I: *Fonética* (3 volúmenes). Tomo II: *Morfosintaxis* (1 volumen). Tomo III: *Léxico* (2 volúmenes). El Colegio de México-UNAM, México.

Lutisuc Asociación Cultural. Sin fecha. Historia del grupo kikapú en Sonora. <*www.lutisuc.org.mx/kikapus.htm*> (consultada en enero de 2007).

MacKay, C.J., y F.R. Trechsel. 2005. Totonaco de Misantla, Veracruz, en Y. Lastra (coord.), *Archivo de lenguas indígenas de México*, 26. El Colegio de México, México.

Maffi, L. (ed). 2001. *On biocultural diversity: Linking language, knowledge and the environment*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Maffi, L. 2005. Linguistic, cultural, and biological diversity. *Annual Review of Anthropology* **34**:599-617.

Maldonado, J., J. Ordóñez y J. Ortiz. 1983. *Diccionario de San Ildefonso Ixtahuacán, Huehuetenango: mam-español*. Diccionarios mayances, vol. 1. Verlag für Ethnologie, Hannover.

Malkin, B. 1956. Seri ethnozoology: A preliminary report. *Davidson Journal of Anthropology* **2**:73-83.

Malkin, B. 1958. Cora ethnozoology, herpetological knowledge: A bio-ecological and cross cultural approach. *Anthropological Quarterly* **31**:73-90.

Mallory, J.P. 1989. *In search of the Indo-Europeans: Language, archaeology, and myth*. Thames and Hudson, Londres.

Mandujano, S., y V. Rico-Gray. 1991. Hunting, use and knowledge of the biology of the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus* Hays) by the Maya of central Yucatán, Mexico. *Journal of Ethnobiology* **11**:175-183.

Manrique, L.C. 1967. Jiliapan Pame, en R. Wauchope (ed.). *Handbook of Middle American Indians*, vol. 5. University of Texas Press, Austin, pp. 331-348.

Mapes, C. 1981. *Etnomicología purépecha: el conocimiento y uso de los hongos en la cuenca de Pátzcuaro, Michoacán*. Dirección General de Culturas Populares, SEP, México.

Mapes, C., G. Guzmán y J. Caballero. 1981. Elements of the Purepecha mycological classification. *Journal of Ethnobiology* **1**:231-237.

Marcial, C. (ed.). 2005. *Etnobiología zapoteca*. Universidad del Istmo, México.

March, I. 1987. Los lacandones de México y su relación con los mamíferos silvestres: un estudio etnozoológico. *Biotica* **12**:43-55.

Marion, M.O. 1991. *Los hombres de la selva, un estudio de tecnología cultural en medio selvático*. INAH, México.

Martin, G.J. 1996. *Comparative ethnobotany of the Chinantec and Mixe of the Sierra Norte, Oaxaca, Mexico*. Tesis de doctorado, University of California, Berkeley.

Martínez, M. 1979. *Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas*. Fondo de Cultura Económica, México.

Martínez Alfaro, M.A., E. Pérez y E. Aguirre. 1983. Etnomicología y exploraciones micológicas en la Sierra Norte de Puebla. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* **18**:51-63.

Martínez Alfaro, M.A. 1984. Medicinal plants used in a Totonac community of the Sierra Norte de Puebla: Tuzamapan de Galeana, Puebla, Mexico. *Journal of Ethnopharmacology* **11**:203-221.

Martínez Alfaro, M.A. 1987. Percepción botánica en dos grupos étnicos de la Sierra Norte de Puebla. *América Indígena* **47**:231-240.

Martínez Alfaro, M.A., J.R. Camacho, A. Castro, S. Rangel y R. Villaseñor. 1988. Investigaciones de botánica otomí. *México Indígena* 57-59.

Martínez Alfaro, M.A., O.V. Evangelista, C.M. Mendoza, G.G. Morales, O.G. Toledo *et al.* 1995. *Catálogo de plantas*

útiles de la Sierra de Puebla. Cuadernos del Instituto de Biología, 27, UNAM, México.

Mata, M.G. 1987. Introducción a la etnomicología maya de Yucatán: el conocimiento de los hongos en Pixoy, Valladolid, México. *Revista Mexicana de Micología* **3**:175-188.

Mata-Pinzón, M. de la S. 1984. *Estudio etnobotánico de las plantas medicinales entre los zoque-popolucas de Piedra Parada, Veracruz*. Tesis de licenciatura, ENEP Iztacala, UNAM, México.

Mata-Pinzón, M. de la S. 1988. Estudio etnobotánico de las plantas medicinales entre los zoque-popolucas de Piedra Parada, Veracruz, en R. Uribe (ed.). *Medio ambiente y comunidades indígenas del Sureste*. UNESCO-Gobierno del Estado de Tabasco, México, pp. 118-130.

Mathiot, M. 1964. Noun classes and folk taxonomy in Papago, en D.H. Hymes (comp.), *Language in culture and society*. Harper and Row, Nueva York, pp. 154-163.

McIntosh, J.B., y J.E. Grimes. 1954. *Niuqui Iquisicayari (vocabulario huichol-castellano / castellano-huichol)*. Instituto Lingüístico de Verano, México.

McMahon, A., y M. Aiton. 1959. *Vocabulario cora: cora y español*. Serie de vocabularios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 2, Instituto Lingüístico de Verano, México.

Medina, A., y J. Alveano. 2000. *Vocabulario español-p'urhépecha, p'urhépecha-español*. Plaza y Valdés Editores, México.

Medina, A.A. 2002. *Diccionario morfológico: formación de palabras en el guarijío*. Tesis de maestría, Universidad de Sonora, Hermosillo. Disponible en <*www.maestriaenlinguistica.uson.mx/work/resources/LocalContent/55125/10/Tesis%20Ana%20Aurora.pdf*>.

Méndez, P., Y. Méndez, O. Álvarez, L. Felipe, F. Carmen *et al.* 2004. *Diccionario zapoteco; zapoteco de San Pablo Yaganiza, Oaxaca*. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Mendoza, S.J.L., y M.V. Rodríguez. 2007. *Pujb'il yool Awakateko; diccionario bilingüe Awakateko-español. Oxlajuuj Keej Maya' Ajtz'iib'*. Antigua, Guatemala.

Mexico-North Research Network. 2003. The project on diversity of the Sierra Tarahumara status report. Disponible en <*www.mexnor.org/PDST-03.html*> (consultada en junio de 2007).

Mixco, M.J. 1985. *Kiliwa dictionary*. University of Utah Press, Salt Lake City.

Mixco, M.J. 1996. *Kiliwa del Arroyo León, Baja California*. El Colegio de México, México.

Mixco, M.J. 2000. *Kiliwa*. Languages of the World. Materials No.193, Lincom Europa, Munich.

Mock, C. 1977. *Chocho de Santa Catarina Ocotlán*. El Colegio de México-Centro de Investigación para la Integración Social-Instituto Lingüístico de Verano, México.

Moctezuma, J.L. 1982. *Fonología de la lengua kikapú de Coahuila*. Tesis de licenciatura, Escuela Nacional de Antropología e Historia, INAH, México.

Molina, A. 1571. *Vocabulario en lengua castellana y mexicana*. En casa de Antonio de Spinosa, México (edición facsimilar, 1970, Editorial Porrúa, México).

Molina, F.S., H. Valenzuela y D. Leedom Shaul. 1999. *Hippocrene standard dictionary: Yoeme-English/English-Yoeme*. Hippocrene Books, Nueva York.

Montejo, B., R. López, J. Guzmán, E. Jiménez y E. Martínez. 2001. *Säkläji'b ty'añ ch'ol*. Dirección de Educación Indígena, Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.

Montoya, A., A. Estrada y J. Caballero. 2002. Comparative ethnomycological survey of three localities from La Malinche volcano, Mexico. *Journal of Ethnobiology* **22**:103-131.

Montoya, A., O. Hernández-Totomoch, A. Estrada-Torres, A. Kong y J. Caballero. 2003. Traditional knowledge about mushrooms in a Nahua community in the state of Tlaxcala, Mexico. *Mycologia* **95**:793-806.

Mora, E., P. Mora, J.A. Francisco, F.A. Basurto, R. Patrón *et al.* 1985. Nota etnolingüística sobre el idioma náhuatl de la Sierra Norte de Puebla. La nomenclatura florística. *Amerindia* **10**:1-17. Disponible en <*celia.cnrs.fr./FichExt/Am/A_10_04.pdf*>.

Moreno, F.A. 2002. *Estudio etnomicológico comparativo entre comunidades rarámuris de la Alta Tarahumara en el estado de Chihuahua*. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Moser, M.B., y S.A. Marlett. 1998. *Seri dictionary: Mammals*. Disponible en <*www.und.edu/dept/linguistics/wp/1998Moser-Marlett-Mammals.PDF*>.

Moser, M.B., y S.A. Marlett. 1999. *Seri dictionary: Plants*. Disponible en <*www.und.edu/dept/linguistics/wp/1999Moser-Marlett-Plants.PDF*>.

Mota, C. 2003. *Estudio etnobotánico en una comunidad popoloca: Todos Santos Almolonga, Tepexi de Rodríguez, Puebla*. Tesis de licenciatura, Departamento de Agroecología, Universidad Autónoma Chapingo, México.

Nabhan, G.P. 2002. *The desert smells like rain: A naturalist in O'odham country*. University of Arizona Press, Tucson.

Nabhan, G.P. 2003. *Singing the turtles to sea: The Comcaac (Seri) art and science of reptiles*. University of California Press, Berkeley.

Nabhan, G.P., A.M. Rea, K.L. Reichhardt, E. Mellinck y C.F. Hutchinson. 2000. Papago (O'odham) influences on habitat and biotic diversity: Quitovac oasis ethnoecology, en P. Minnis (ed.), *Ethnobotany: A reader*. University of Oklahoma Press, Norman, pp. 41-62.

Nava, F. 2007. Declaraciones del director del INALI publicadas en la prensa nacional con motivo de la celebración del Día Internacional de la Lengua Materna, 21 de febrero, en <*www.lanacion.cl/prontus_noticias/site/artic/20070221/pags/20070221133613.htm*> (consultada en febrero de 2007).

Navarijo, M.L., y M.A. Salinas. 2001. Las enfermedades de los animales de acuerdo con los niños matlatzincas. *Etnoecologica* **V**:75-85.

Navarijo, M.L. 2002. *Una aproximación al conocimiento de la fauna de acuerdo a las percepciones de los niños matlatzincas de San Francisco Oxtotilpan*. Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM, México.

Navarro, L.C., y S. Avendaño. 2002. Flora útil del municipio de Astacinga, Veracruz, México. *Polibotanica* **14**: 67-84.

Nesheim, I., S.S. Dhillion y K.A. Stolen. 2006. What happens to traditional knowledge and use of natural resources when people migrate? *Human Ecology* **34**: 99-131.

Nicolas, J.P. 1999. *Plantes médicinales des Maya K'iché du Guatemala*. Ibis Press, París.

O'Connor, L. 2008. *Vocabulario etnobotánico chontal de la costa*, manuscrito inédito.

Ochoa, A. 1998. Significado de los nombres en teenek (huasteco) de las plantas del norte de Veracruz, en M.J. Ruvalcaba (ed.), *Nuevos aportes al conocimiento de la Huasteca*. CIESAS, México, pp. 233-251.

Ochoa, J.A. 1978. *Los kiliwa: y el mundo se hizo así*. Instituto Nacional Indigenista, México.

Ojeda, G., L. Torres y J.F. Williams (comps.). 2003. *Diccionario mixteco de San Andrés Yutatío, Tezoatlán, Oaxaca*. Vol. 1: A-M. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Olivera, M., y B. Sánchez. 1964. *Distribución actual de las lenguas indígenas de México*. Publicaciones del Departamento de Investigaciones Antropológicas, 15, INAH, México.

Owen, R. 1963. The use of plants and nonmagical techniques in curing illness among the Paipai, Santa Catarina, Baja California, Mexico. *América Indígena* **23**: 319-344.

Pacheco, C., A.C. Deloya y P.C. Genchi. 2004. Lista de nombres de insectos en lengua tlapaneca de la región de La Montaña, Guerrero, México (Arthropoda: Insecta). *Folia Entomológica Mexicana* **42**: 309-320.

Pagaza-Calderón, E.M., M.S. González-Insuasti, R.M. Pacheco-Olvera y M.T. Pulido. 2006. Importancia cultural, en función del uso, de cinco especies de artrópodos en Tlacuilotepec, Puebla, México. *Sitientibus Série Ciências Biológicas (Etnobiología)* **6**: 65-71.

Palomino, N.A. 1990. *Etnomicología tlahuica de San Juan Atzingo, Estado de México*. Tesis de licenciatura, ENEP Iztacala, UNAM, México.

Patal M., F. 2007. *Rusoltzij ri Kaqchikel; diccionario bilingüe estándar kaqchikel ilustrado*. Oxlajuuj Keej Maya' Ajtz'iib', Cholsamaj Fundación, Ciudad de Guatemala.

Pawley, A., y M. Ross. 1993. Austronesian historical linguistics and culture history. *Annual Reviews of Anthropology* **22**: 425-459.

Pennington, C.W. 1958. Tarahumar fish stupefaction plants. *Economic Botany* **12**: 95-102.

Pennington, C.W. 1963a. *The Tarahumar of Mexico, their environment and material culture*. University of Utah Press, Salt Lake City.

Pennington, C.W. 1963b. Medicinal plants utilized by the Tepehuan of southern Chihuahua. *América Indígena* **23**: 31-47.

Pennington, C.W. 1969. *The Tepehuan of Chihuahua: Their material culture*. University of Utah Press, Salt Lake City.

Pennington, C.W. 1973a. Plantas medicinales utilizadas por el pima montañés de Chihuahua. *América Indígena* **33**: 213-232.

Pennington, C.W. 1973b. *Plantas medicinales utilizadas por los tarahumaras*. Imprenta Esparza, Chihuahua.

Pennington, C.W. 1980. *The Pima Bajo of central Sonora*, vol. 1: *Material culture*. University of Utah Press, Salt Lake City.

Peralta, V. 2002-2007. Pajapan Gulf Nawa lexical database, 10 750 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**: 193-237.

Pérez-González, B. 1985. *El chontal de Tucta*. Gobierno del Estado de Tabasco, Villahermosa.

Pilcher, W.W. 1967. Some comments on the folk taxonomy of the Papago. *American Anthropologist* **69**: 204-208.

Price, D.P. 1967. Two types of taxonomy: A Huichol ethnobotanical example. *Anthropological Linguistics* **9**: 1-28.

Pride, K., y L. Pride. 2004. *Diccionario chatino de la zona alta; Panixtlahuaca, Oaxaca, y otros pueblos*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 47, Instituto Lingüístico de Verano, México.

Pye, C. 1996-1999. Copainalá Chiapas Soke lexical database, 9 084 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**: 193-237.

Ramírez, C.C. 1991. *Plantas de la región náhuatl del centro de Guerrero*. CIESAS, México.

Ramírez, C.C., y K. Dakin. 1979. *Vocabulario náhuatl de Xalitla, Guerrero*. Cuadernos de la Casa Chata, núm. 25, CIS-INAH, México.

Rea, A.M. 1981. Resource utilization and food taboos of Sonoran desert peoples. *Journal of Ethnobiology* **1**: 69-83.

Rea, A.M. 1997. *At the desert's green edge: An ethnobotany of the Gila River Pima*. University of Arizona Press, Tucson.

Rea, A.M. 1998. *Folk mammalogy of the northern Pimans*. University of Arizona Press, Tucson.

Rea, A.M. 2007. *Wings in the desert: A folk ornithology of the northern Pimans*. University of Arizona Press, Tucson.

Reid, A.A., y R.G. Bishop. 1974. *Diccionario totonaco de Xicotepec de Juárez, Puebla*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 17. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Reilly, E., y C. Bereznak. 1994-2004. Texistepec Gulf Sokean lexical database, 4 556 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**: 193-237.

Reina, G.A.L., y T.R. Van Devender. 2003. *Ethnobotany of the Maicoba Mountain Pima in eastern Sonora, Mexico*. Ponencia presentada en la 44ª Reunión Anual, Society for Economic Botany, Tucson, en <*www.econbot.org/_organization_/07_annual_meetings/meeting_abstracts/2003.php*> (consultada en junio de 2007).

Renfrew, C. 1987. *Archaeology and language: The puzzle of Indo-European origins*. Cambridge University Press, Cambridge.

Retana, O.G. 1995. *Ornitología chinanteca, Tuxtepec, Oaxaca*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Reyes, A.A. 1982. *Plantas y medicina tradicional nahua en Matlapa indígena*. Cuadernos de información y divulgación para maestros bilingües, núm. 21, INI-SEP, México.

Reynoso, G.E. 1998. *Vocabulario español-tlahuica*. Instituto Mexiquense de Cultura, Toluca.

Rhodes, R., T. Kaufman y D. Holt. 1994-2005. Sayula Mijean lexical database, 14 683 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**: 193-237.

Rojas, A.M. Sin fecha. *Plantas medicinales de Xoxocotla. Etimología náhuatl y usos en medicina tradicional*, en <*www.tlahui.com/libros/fitxo.htm*> (consultada en junio de 2007).

Romero, S. 1999-2002. Zongolica Nawa lexical database, 6 837 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**: 193-237.

Roys, R.L. 1931. *The ethno-botany of the Maya*. Middle American Research Institute Series no. 2, Tulane University, Nueva Orleans.

Ruán-Soto, F., R. Mariaca, J. Cifuentes, F. Limón, A.L. Pérez *et al.* En prensa. *Nomenclatura, clasificación y percepciones locales acerca de los hongos en dos comunidades de la selva Lacandona, Chiapas, México,* México.

Ruán-Soto, F., R. Garibay-Orijel y J. Cifuentes. 2004. Conocimiento micológico tradicional en la planicie costera del Golfo de México. *Revista Mexicana de Micología* **19**: 57-70.

Ruyán C., D., R. Coyote T. y J.A. Munson. 1991. *Diccionario cakchiquel central y español*. Instituto Lingüístico de Verano de Centroamérica, Ciudad de Guatemala.

Sahagún, B. de. 1577-1579. *Florentine Codex: General history of the things of New Spain*. Traducido del náhuatl al inglés con notas e ilustraciones por A.J.O. Anderson y C.E. Dibble. Edición bilingüe. The School of American Research-University of Utah, Monographs of the School of American Research, Nuevo México.

Salinas, P.J. 1984. *Etnografía del otomí*. INI-SEP, México.

Salmón, E. 1995. Cures of the Copper Canyon: Medicinal plants of the Tarahumara with potential toxicity. *HerbalGram* **34**: 44-55.

Salmón, E. 1999. *Sharing breath with our relatives: Raramuri plant knowledge, lexicon, and cognition*. Tesis de doctorado, Arizona State University, Tempe.

Sam, M., *et al.* 1997. *Diccionario Q'eqchi'*. Cholsamaj-Proyecto Lingüístico Francisco Marroquín, Antigua, Guatemala.

Sánchez, N. 2006. Conocimiento tradicional mazahua de la herpetofauna: un estudio etnozoológico en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México. *Estudios Sociales* **XIV**: 45-66.

Saxton, D., L. Saxton y S. Enos. 1999. *Tohono O'odham/Pima to English, English to Tohono O'odham/Pima dictionary*. University of Arizona Press, Tucson.

Schoenhals, L.C. 1988. *A Spanish-English glossary of Mexican flora and fauna*. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Schumann, G.O. 1973. *La lengua chol de Tila (Chiapas)*. Cuadernos del Centro de Estudios Mayas, núm. 8, UNAM, México.

Shepard, G.H.J., y D. Arora. 1992. *The grace of the flood: The naming and use of mushrooms among the Tzeltal and Tzotzil Maya of Chiapas*. Proceedings of the III International Society of Ethnobiology Meetings.

Shipek, F.C. 1991. *Delphina Cuero: Her autobiography; an account of her last years and her ethnobotanic contributions*. Ballena Press Anthropological Papers, no. 38, Menlo Park.

Slocum, M.C., F.L. Gerdel y M. Cruz Aguilar. 1999. *Diccionario tzeltal de Bachajón, Chiapas*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 40. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Smith-Oka, V. 2005. *Traditional medicine among the Nahua: Contemporary and ancient medicinal plants*, en <*www.famsi.org/reports/05063*> (consultada en junio de 2007).

Smith, B.D. 1997. The initial domestication of *Cucurbita pepo* in the Americas 10 000 years ago. *Science* **276**: 932-934.

Smith, B.D. 2001. Low-level food production. *Journal of Archaeological Research* **9**: 1-43.

Smith Stark, T.C. 2003. *Algunas isoglosas zapotecas*. Versión ampliada de la ponencia presentada en el III Coloquio Internacional de Lingüística "Mauricio Swadesh". Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM, México (2001).

Solís R., L. 2006. *Etnoecología cuicateca en San Lorenzo Pápalo, Oaxaca*. Tesis de maestría, UNAM.

Sosa, V., J.S. Flores, V. Rico-Gray, R. Lira y J.J. Ortiz. 1985. *Lista florística y sinonimia maya. Etnoflora Yucatanense.* Fascículo 1. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa.

Stairs, G.A., y E.F. Scharfe de Stairs. 1981. *Diccionario huave de San Mateo del Mar*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 24. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Stark, S., A. Johnson y B. González. 2003. *Diccionario básico del mixteco de Xochapa, Guerrero*. 2a. ed., versión electró-

nica. Disponible en <*www2.sil.org/americas/mexico/mixteca/xochapa/P004-DiccXochapa-xta.pdf*>.

Stewart, C., y R.D. Stewart (eds.). 2000. *Diccionario amuzgo de San Pedro Amuzgos, Oaxaca*. Serie de vocabularios y diccionarios indígenas "Mariano Silva y Aceves", núm. 44. Instituto Lingüístico de Verano, México.

Stross, B. 1973. Acquisition of botanical terminology by Tzeltal children, en M.S. Edmunson (ed.), *Meaning in Mayan languages*. Mouton, La Haya, pp. 107-141.

Suárez, J.A. 1975. *Estudios huaves*. Colección Científica núm. 22, INAH, México.

Suárez, J.A. 1983. *La lengua tlapaneca de Malinaltepec*. Instituto de Investigaciones Filológicas, UNAM, México.

Suslak, D. 1996-2002. Totontepec Highland Mije lexical database, 7 661 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**:193-237.

Suslak, D., G. Oliverio y J. Fox. 1995-2005. Ayapa Gulf Sokean lexical database, 5 562 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**:193-237.

Sutherland, W. 2003. Parallel extinction risk and global distribution of languages and species. *Nature* **423**:276-279.

Tapia, G.F. 1978. *Etnobotánica de los amuzgos*. Parte 1: *Los árboles*. Cuadernos de la Casa Chata, núm. 14, CIS-INAH, México.

Tapia, G.F. 1980. *Etnobotánica de los amuzgos*. Parte 2: *Los bejucos, zacates, yerbas y otras plantas*. Cuadernos de la Casa Chata, núm. 28, CIS-INAH, México.

Tapia, G.F. 1985. *Las plantas curativas y su conocimiento entre los amuzgos; árboles grandes y arbustos*. CIESAS, México.

Tapia, G.F. 1999. *Tzon 'tzíkindyi jñò ndá Tzjón Noà yo jñò tzko. Diccionario amuzgo español; el amuzgo de San Pedro Amuzgos, Oaxaca*. CIESAS-Plaza y Valdés Editores, México.

Toledo, V.M. 1992. What is ethnoecology? Origins, scope, and implications of a rising discipline. *Etnoecológica* **1**:5-21.

Toledo, V.M., P. Alarcón-Chaires, P. Moguel, A. Cabrera, M. Olivo *et al.* 2001. El atlas etnoecológico de México y Mesoamérica: fundamentos, métodos y resultados. *Etnoecológica* **6**:7-41.

Toledo, V.M. 2002. Ethnoecology: A conceptual framework for the study of indigenous knowledge of nature, en J.R. Stepp, F. Wyndham y R.K. Zarger (eds.), *Ethnobiology and biocultural diversity*. International Society of Ethnobiology, University of Georgia Press, Athens, pp. 511-522.

Torres, I. 2004. *Etnobotánica y aspectos ecológicos de los recursos vegetales en una comunidad popoloca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán*. Tesis de licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.

Treyvaud, V., J.T. Arnason, P. Maquin, V. Cal, P. Sánchez-Vindas *et al.* 2005. A consensus ethnobotany of the Q'eqchi' Maya of southern Belize. *Economic Botany* **59**: 29-42.

Treyvaud, V., J.T. Arnason, P. Maquin, V. Cal, P. Sánchez-Vindas *et al*. 2006. A regression analysis of Q'eqchi' Maya medicinal plants from southern Belize. *Economic Botany* **60**:24-38.

Turner, P., y S. Turner. 1971. *Chontal to Spanish-English Dictionary; Spanish to Chontal*. The University of Arizona Press, Tucson.

Turra, E., y H. Puig. 1978. Observations etnobotaniques sur les plantes utiles d'un village otomi de la Sierra de Puebla, Mexique. *Journal d'Agriculture Traditionelle et de Botanique Appliquée* **25**:85-96.

Tuyuc, C. (coord.). 2001. *Tqan qayool; vocabulario awakateko*. Academia de Lenguas Mayas de Guatemala, Comunidad Lingüística Awakateka, Ciudad de Guatemala.

Vásquez, J.A., M. de J. Cházaro y G. Nieves. 2004. *Flora del norte de Jalisco y etnobotánica huichola*. Universidad de Guadalajara, Guadalajara.

Vásquez-Dávila, M.A. 2001. Etnoecología chontal de Tabasco. *Etnoecologica* **8**:42-60.

Veerman-Leichsenring, A. 1991. *Gramática del popoloca de Metzontla (con vocabulario y textos)*. Rodopi, Amsterdam.

Velásquez, P. 1978. *Diccionario de la lengua phorhépecha*. Fondo de Cultura Económica, México.

Voorhis, P.H. 1988. *Kickapoo vocabulary*. Algonquian and Iroquoian Linguistics, Memoir 6, Winnipeg.

Waterhouse, V. 1967. Huamelultec Chontal, en R. Wauchope (ed.), *Handbook of Middle American Indians*, vol. 5. University of Texas Press, Austin, pp. 349-367.

Weathers, M.L. 1976. Tlapanec 1975. *International Journal of American Linguistics* **42**(4):367-371.

Weimann, C., y M. Heinrich. 1997. Indigenous medicinal plants in Mexico: The example of the Nahua (Sierra de Zongolica). *Botanica Acta* **110**:62-72.

Wichmann, S. 2002. *Diccionario analítico del popoluca de Texistepec*. Colección de Lingüística Indígena, núm. 8. Instituto de Investigaciones Filológicas, UNAM, México.

Willett, T. 1999. *The current state of the SE Tepehuan dictionary project*. Reunión Anual de los Amigos del Yutonahua. Taxco, Guerrero, en < *www.sil.org/MEXICO/pub/ponencias.htm*> (consultada en junio de 2007).

Winter, M.C., M. Gaxiola y G. Hernández. 1984. Archaeology of the Otomanguean area, en K. Josserand, M. Winter y N.A. Hopkins (eds.), *Essays in Otomanguean cultural history*. Vanderbilt University Publications in Anthropology no. 31, Nashville, pp. 65-108.

Wolgemuth, J.C., M. Minter, P. Hernández, E. Pérez y C. Hurst. 2002. *Diccionario náhuatl de los municipios de Mecayapan y Tatahuicapan de Juárez, Veracruz*. Segunda edición electrónica, Instituto Lingüístico de Verano,

México. Disponible en <*www.sil.org/mexico/nahuatl/istmo/G020c-DiccNahIstCuerpo-nhx.pdf*>.

Yetman, D.A. 2002. *The Guarijios of the Sierra Madre; hidden people of Northwestern Mexico*. The University of New Mexico Press, Albuquerque.

Yetman, D.A., y T.R. Van Devender. 2002. *Mayo ethnobotany: Land, history, and traditional knowledge in Northwest Mexico*. University of California Press, Berkeley.

Zarger, R.K., y J.R. Stepp. 2004. Persistence of botanical knowledge among Tzeltal Maya children. *Current Anthropology* **45**:413-418.

Zavala, R. 1992. Acateco de la frontera sur, en Y. Lastra (coord.) *Archivo de Lenguas Indígenas de México*, núm. 17. El Colegio de México, México.

Zavala, R. 1994-2004. Oluta Mijean lexical database, 5 720 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**:193-237.

Zavala, R. 2000-2003. Tecpatán Chiapas Soke lexical database, 11 712 entries. Base de datos inédita, citada en T. Kaufman y J. Justeson. 2007. The history of the word for cacao in ancient Mesoamerica. *Ancient Mesoamerica* **18**:193-237.

Zavala, R. Sin fecha. *Oluta*. Mesoamerican Languages Documentation Project, en <*www.albany.edu/anthro/maldp/body2.html*> (consultada en noviembre de 2006).

Zizumbo Villarreal, D., y P. Colunga-GarcíaMarín. 1982. *Los huaves; la apropiación de los recursos naturales*. Universidad Autónoma Chapingo, México.

17 Marco legal para el conocimiento tradicional sobre la biodiversidad

autores responsables: Rolando Cañas Moreno • Ana Ortiz-Monasterio • Erick Huerta Velásquez • Xóchitl Zolueta Juan
revisores: Antonio Azuela de la Cueva • Diana Ponce Nava

Contenido

Cañas, R., A. Ortiz-Monasterio, E. Huerta y X. Zolueta. 2008. Marco legal para el conocimiento tradicional sobre la biodiversidad, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 557-564.

Resumen

Se analizan los problemas que enfrenta el establecimiento de un marco legal para el conocimiento tradicional. Para ello se definen los elementos de los sistemas tradicionales de conocimiento: la colectividad y el ámbito donde se desenvuelve. Se describen brevemente las características del conocimiento tradicional y sus formas de transmisión, que deberán tomarse en cuenta en la elaboración de un sistema para su protección. De acuerdo con esto, el marco jurídico debe contener las condiciones para asegurar su uso, transformación, conservación y continuidad.

Basada en el artículo 2º constitucional, la legislación nacional para el conocimiento de la biodiversidad en México se complementa con convenios internacionales sobre diversidad biológica y sobre pueblos indígenas y tribales. Sin embargo, es aún insuficiente para proteger el enorme acervo de conocimiento tradicional sobre la biodiversidad y su desarrollo, cuestiones de gran importancia para México, por su diversidad cultural y biológica y sus características socioeconómicas. Se subraya que la protección de este acervo deberá estar basada en un marco legal sólido, además de aplicar adecuadamente principios de equidad y sustentabilidad.

17.1 Introducción

Hay dos premisas para explicar el propósito de este capítulo: en primer lugar, se sabe que los grupos indígenas y muchas comunidades de economía campesina tradicional producen y transmiten conocimientos profundos y detallados sobre el medio ambiente en el que se han desarrollado sus culturas, especialmente sobre las plantas y animales que los rodean y el manejo de los ecosistemas (Berlin 1992; Berkes *et al.* 2000; Toledo 2001; Toledo *et al.* 2003). Diferentes aspectos de este tema se desarrollan en los capítulos 8 y 16 del presente volumen y en los volúmenes II y III de este estudio. En segundo lugar, en la actualidad los avances de la biotecnología han facilitado la apropiación, a veces ilegal, de conocimientos y estructuras biológicas con valor comercial por particulares, en procesos que no benefician a las comunidades donde se originan las muestras y los conocimientos (Swanson 1995; Ortiz-Monasterio 2006; Shiva 1996).

Estas dos premisas se dan en el marco de una ausencia tanto de reconocimiento y valoración de los conocimientos así llamados tradicionales a lo largo de la historia (Brokensha *et al.* 1980; Ellen y Harris 2000), como de elementos legales —en el contexto de las sociedades modernas— que permitan proteger apropiadamente los derechos de sus creadores (Anonimo 2001; Moyer-Henry 2008). En este capítulo describiremos brevemente algunos de los elementos específicos de los sistemas tradicionales de conocimiento que deberán tomarse en cuenta en el desarrollo de un sistema *ad hoc* para su protección, y abordaremos las disposiciones legales vigentes cuya aplicación depende en gran medida de tales elementos.

Antes de continuar vale la pena destacar el reconocido proceso de pérdida acelerada del conocimiento tradicional (Brokensha *et al.* 1980; Agrawal 1995; Twarog y Kapoor 2004), motivo por el cual a lo largo de este capítulo se abordan también los aspectos relacionados con la conservación y el desarrollo de este tipo de conocimiento, de particular importancia para un país con las características socioeconómicas y la diversidad cultural y biológica del nuestro.

17.2 Elementos de los sistemas tradicionales de conocimiento

La generación colectiva, la vinculación con territorios y ecosistemas específicos y los procesos culturalmente únicos de su generación son elementos comunes a muchos sistemas de conocimiento tradicional (Toledo 2001). Este es el primer problema al que nos enfrentamos al establecer un marco legal para el conocimiento tradicional: cómo hacer que un derecho primordialmente colectivo y culturalmente único sea protegido en un sistema que establece una visión primordialmente individual y globalizadora, como ocurre con los derechos relacionados con la propiedad intelectual.

El primer elemento a analizar tiene que ver con la colectividad y las posibilidades de que el sujeto colectivo al que pertenece pueda ejercer derechos; en otras palabras, si se reconoce a los pueblos y comunidades indígenas una personalidad jurídica que les permita ser titulares de derechos sobre el conocimiento tradicional.[1]

En segundo lugar tenemos el espacio donde se desenvuelve el conocimiento tradicional y la variedad de ele-

mentos con los que está relacionado, a partir de los cuales se produce y transforma; este espacio es el territorio, concebido desde la perspectiva indígena. Así, habremos de identificar si se reconocen derechos sobre los territorios a los que el conocimiento tradicional está vinculado. Finalmente, existen diversos tipos de conocimiento tradicional que consignan distintas responsabilidades y formas de generación; de esta manera, el tercer elemento de análisis consiste en determinar en qué medida la legislación reconoce estos tipos de conocimiento y les brinda su protección.

17.2.1 Colectividad

El conocimiento tradicional lo constituyen saberes que pertenecen a un pueblo o comunidad indígena; en general se caracteriza por ser una creación intelectual colectiva, expresada en una lengua particular (Toledo 2001). Es decir, se construye y desarrolla sólo en la colectividad que lo ha generado, preservado y modificado a través de los años, por lo que resulta esencial que sea dicha colectividad la titular de los derechos sobre el conocimiento tradicional (López 2002). Para ello es necesario que cuente con personalidad jurídica. El artículo 2º constitucional (DOF, 14 de agosto de 2001) no resulta claro en concederla a los pueblos y comunidades indígenas: a los primeros en su definición los asocia con poblaciones indígenas, es decir, con los individuos que son parte de estos pueblos; respecto a las segundas, aunque reconoce elementos comunitarios que podrían equipararse a los de un municipio o estado, se limita a otorgar a los estados la posibilidad de reconocerlas como entidades de interés público, cosa muy distinta a ser sujeto de derecho público o tener personalidad jurídica plena.

Bajo los supuestos que establece la Constitución mexicana, las posibilidades de ejercer los derechos de los pueblos y comunidades indígenas en materia de conocimiento tradicional se ve limitada, al requerir ejercer sus derechos individualmente o por medio de otros (organizaciones civiles, cooperativas, comunidades agrarias o ejidos). Esto implica que la organización tradicional a la que está vinculada el conocimiento se ve debilitada, pues el orden jurídico la obliga a adoptar otras formas de organización. Así, no obstante las diversas referencias que se hacen en ordenamientos nacionales e internacionales sobre los pueblos indígenas y el reconocimiento de derechos a los mismos (López 2002), éstos deben ejercerse con la intervención de otros sujetos a los que la ley concede personalidad.

Algunas constituciones y leyes en materia indígena en el ámbito estatal[2] han reconocido la personalidad jurídica de los pueblos y comunidades indígenas y los mecanismos para la toma de decisiones por parte de los mismos; sin embargo, la falta de vinculación con la regulación ambiental propicia que esto no sea tomado en cuenta en el ejercicio de derechos sobre el conocimiento tradicional asociado a la biodiversidad.

No obstante la falta de tal reconocimiento en la Constitución Federal, pueden tomarse medidas dentro de la ley que ayuden a *1*] reconocer la personalidad jurídica de los pueblos y comunidades indígenas y el ejercicio de sus derechos mediante sus formas tradicionales de organización, apoyándose en los avances legislativos locales, y *2*] especificar la obligatoriedad de respetar las formas tradicionales de decisión, por ejemplo en la obtención del consentimiento previo e informado avalado por las autoridades tradicionales y el acuerdo tomado en asamblea comunitaria. Cuando no se trata de comunidades indígenas sino de pueblos, la situación es más complicada por la ausencia de órganos de decisión a ese nivel, la complejidad de su funcionamiento o la falta de reconocimiento de los mismos.

17.2.2 Territorio

> *Los pueblos indígenas tienen derecho a mantener y fortalecer su propia relación espiritual con las tierras, territorios, aguas, mares costeros y otros recursos que tradicionalmente han poseído, ocupado y utilizado de otra forma y a asumir las responsabilidades que a ese propósito les incumben respecto de las generaciones venideras.*
>
> Declaración de las Naciones Unidas sobre los derechos de los pueblos indígenas, art. 25.

El conocimiento tradicional se ejerce sobre el espacio al que un determinado pueblo se vincula (Agrawal 1995); podría decirse que es precisamente el resultado de la relación que existe entre éste y el territorio indígena al que se considera vinculado y, al mismo tiempo, tiene por objeto la conservación de esta relación en forma armónica. En esa medida encuentra su valor; su efectividad resulta del fortalecimiento de los lazos entre el pueblo, el territorio y los elementos que lo conforman, lo que asegura la permanencia de todos ellos. En este sentido y dada la función que cumple el conocimiento tradicional en la guarda y custodia del territorio (López 2002), es necesario que el pueblo o comunidad indígena pueda aplicar ahí dicho

conocimiento. Los diferentes cuerpos de conocimiento tradicional tienden a expresar las relaciones integrales de una cultura con el entorno geográfico y ecológico donde se ha desarrollado, incluyendo aspectos materiales y metafísicos.

De manera similar a la conservación biológica, que no debe basarse primordialmente en estrategias *ex situ* (Wilson 1992; Hamilton 1994), como reconoce el propio Convenio sobre la Diversidad Biológica (CDB), el verdadero futuro del conocimiento tradicional debe estar basado en su conservación *in situ*, la cual, como plantea Agrawal (1995), no podrá tener éxito si las poblaciones indígenas y comunidades locales no tienen acceso a los territorios y recursos relacionados.

Por lo anterior, al hacer un examen de la legislación nacional en torno al conocimiento tradicional, resulta indispensable identificar el grado en que la regulación permite a los pueblos indígenas la administración de sus territorios y no sólo de las tierras que les fueron reconocidas o dotadas por reparto agrario. Para ello, el marco jurídico debería presentar disposiciones que distingan los derechos sobre el territorio de los derechos de propiedad que tienen los pueblos y comunidades indígenas sobre sus tierras, y que les proporcionen la posibilidad de aplicar y desarrollar el conocimiento tradicional sobre elementos que formen parte esencial de su territorio, aun en predios sobre los que no ejerzan derechos propietarios o posesorios.

Al parecer, en nuestro sistema jurídico se confunden los derechos referentes a las tierras de los pueblos indígenas con aquellos que tienen que ver con su territorio, y esto puede ser, en parte, resultado de la complejidad de reconocer la coexistencia de ambos derechos. Sin embargo, el concepto de territorio abarca, de acuerdo con el Convenio 169 de la Organización Internacional del Trabajo, derechos que van más allá de los derechos de propiedad de la tierra, y que cubren la totalidad del hábitat que ocupa la comunidad o pueblo; en este sentido, un derecho a administrar territorios indígenas —que abarcan predios sobre los que otros tienen derechos de propiedad—, así como los recursos naturales dentro de los mismos —sobre los que tales propietarios tienen derechos de aprovechamiento—, no necesariamente debe conceptualizarse o enfrentarse como un conflicto, ya que pueden ejercerse otros derechos relacionados con el territorio, como la protección y preservación del medio ambiente, la realización de actividades tradicionales y de subsistencia, la participación en las decisiones sobre estas a partir del consentimiento previo e informado, entre otros.

Por otro lado, aunque la legislación ambiental presenta diversas disposiciones en materia de consulta y participación por parte de los pueblos y comunidades indígenas, éstas se dan basadas en el ejercicio de un derecho de audiencia (en el sentido de ser escuchados por la autoridad, previo a una resolución vinculativa), más que en derechos sobre un territorio, lo que en principio no fortalece lo suficiente la intervención de la comunidad en el manejo y la toma de decisiones. Al darles paridad jurídica con otros grupos de interés, se debilita la posibilidad de aplicación y enriquecimiento del conocimiento tradicional y, por consiguiente, de la conservación y uso sustentable de la diversidad de ecosistemas, especies y material genético con base en el mismo.

Desafortunadamente, a la fecha no existe un estudio nacional que permita determinar la medida en que el conocimiento tradicional de los pueblos y comunidades indígenas ha influido en el manejo de las áreas protegidas y órganos de participación social, o en la conservación mediante prácticas ancestrales, por ejemplo. La identificación de ciertas prácticas o valores que faciliten el trabajo conjunto de pueblos indígenas, no indígenas y autoridades de los diversos ámbitos gubernamentales en el manejo de estos sitios, así como el establecimiento de criterios de evaluación en este tema, permitiría que los derechos de consulta se convirtieran en un verdadero ejercicio del conocimiento tradicional en favor de la biodiversidad de los territorios indígenas y los distintos predios que abarcan.

17.3 Características y modos de transmisión del conocimiento tradicional

El conocimiento tradicional de las comunidades indígenas respecto al manejo de los recursos naturales es amplio, y está repartido entre los miembros de la comunidad de distintas maneras, de acuerdo con las características específicas del propio conocimiento; por ejemplo:

a] *el conocimiento sagrado*, restringido a aquellos que se consideran dignos de este por haber superado ciertas pruebas; *b*] *el conocimiento especializado:* su valor radica principalmente en mantener relaciones de mutuo beneficio con la naturaleza y tiene que ver con técnicas de construcción, elaboración de alimentos, preparación de medicina casera, determinación de épocas propicias para siembra, cosecha o caza; por ejemplo, su transmisión ocurre en momentos determinados para tal efecto, estre-

chamente relacionados con la práctica; *c*] *el conocimiento de la mujer,* reservado a su género y relacionado con la producción del vestido y los utensilios de cocina, las condiciones óptimas para manejar las semillas, las plantas silvestres que pueden ser usadas por la comunidad y el uso de tintes textiles y corporales.

De acuerdo con el tipo de conocimiento de que se trata, su protección y transmisión ocurren de diferente manera; este orden establecido permite la vigencia del conocimiento y de la colectividad, que puede decidir dejar de transmitirlo por considerar que no existe depositario digno de tal conocimiento. Así pues, el marco jurídico debe respetar las formas de transmisión, sancionar la obtención del conocimiento que viole los preceptos de la comunidad, respetar su secrecía, o si la transmisión hacia terceros se da, cuidar la equidad y obligar a contar con el consentimiento de quien debe darlo de acuerdo con los criterios de los pueblos o comunidades involucrados, permitiendo la conservación del conocimiento tradicional y la continuidad de su transmisión, uso y transformación dentro del grupo que lo produjo.

En este sentido, aunque la legislación ambiental reconoce el conocimiento asociado a los recursos naturales vivos, ninguna legislación hace referencia expresa al reconocimiento de las formas de transmisión del conocimiento tradicional, no obstante que, si bien es parte de la identidad colectiva y cultural del pueblo o comunidad, también forma parte de sus sistemas normativos reconocidos por la fracción II, apartado A, del artículo 2º constitucional. Así, jurídicamente la forma de apropiación y transmisión de los mismos es válida, pero no está validada en el desarrollo de nuestro sistema jurídico nacional frente a terceros; es decir, aunque el principio de libertad contractual y las normas constitucionales relativas a derechos indígenas reconocen la legalidad de estas formas de apropiación y transmisión, no existe regulación que la desarrolle o que tutele y proteja esta forma de transmisión, como la hay para otro tipo de derechos de carácter individual en materia de propiedad intelectual. Por consiguiente la legislación de propiedad intelectual desconoce estos mecanismos de transmisión y, en la participación de las comunidades y pueblos indígenas en temas ambientales, se dificulta la valoración y protección del conocimiento por problemas de representación y comunicación, documentados para la participación en general por Chambers (1997) y Cornwall (2002), al tener lugar en espacios institucionales monolingües, restringidos a invitados, en los cuales se privilegia un sistema de conocimiento sobre otro.

Los beneficios del intercambio del conocimiento tradicional tienen lugar en la medida en que se permiten su dinamismo, el beneficio colectivo y el enriquecimiento de dicho conocimiento. Resulta fuera de toda lógica que el intercambio de conocimiento únicamente por recursos económicos pueda considerarse equitativo: estanca el conocimiento, limita los beneficios colectivos e incluso puede alterar el orden social que el mismo protege. Esto no quiere decir que no deban distribuirse beneficios económicos que se deriven del conocimiento tradicional, sino que resulta solo un elemento a considerar en el reparto equitativo de beneficios que debe contribuir a la conservación y el desarrollo de ese conocimiento, reconocer su importancia en el avance científico y tecnológico, así como fortalecer el manejo sustentable de los elementos naturales dentro de los territorios indígenas.

17.4 Protección jurídica del conocimiento tradicional

La base del marco legal para el conocimiento tradicional sobre la biodiversidad en nuestro país es el artículo 2º constitucional, que reconoce la composición pluricultural de la Nación sustentada originalmente en sus pueblos indígenas, así como el derecho de estos pueblos y sus comunidades a la libre determinación y, en consecuencia, a la autonomía para, entre otras cosas:

- Preservar y enriquecer sus lenguas, conocimientos y todos los elementos que constituyan su cultura e identidad.
- Conservar y mejorar el hábitat y preservar la integridad de sus tierras.
- Acceder al uso y disfrute preferente de los recursos naturales de los lugares que habitan y ocupan las comunidades.

Respecto al segundo punto, cabe subrayar que ni el concepto de hábitat ni, como ya se mencionó, el de tierras son suficientes para abarcar la noción de territorio, por lo que resultaría necesario echar mano de aquellas disposiciones que se refieren a la conservación de la cultura y que tienen que ver con la participación en la toma de decisiones que afecten a los pueblos y comunidades, para poder hacer valer algunos derechos relacionados con el territorio indígena.[3]

Los tratados internacionales celebrados de acuerdo con nuestra Constitución son ley suprema de toda la

Unión, por lo que las disposiciones del Convenio sobre la Diversidad Biológica (CDB, ratificado por México en 1992) y del Convenio 169 de la Organización Internacional del Trabajo (ratificado por México en 1990) sobre Pueblos Indígenas y Tribales, también forman parte de este marco legal.

El Convenio 169 establecía ya desde 1989, en sus artículos 15 y 27, la obligación para los Estados-parte de proteger especialmente los derechos de los pueblos interesados sobre los recursos naturales existentes en sus tierras, incluyendo el derecho a participar en la utilización, administración y conservación de dichos recursos, así como de desarrollar y aplicar programas y servicios de educación en cooperación con esos pueblos para responder a sus necesidades particulares, abarcar su historia, sus conocimientos y técnicas, sus sistemas de valores y demás aspiraciones sociales, económicas y culturales.

Por su parte, a partir de 1992 el CDB, en su artículo 8, relativo a la conservación *in situ,* obliga a nuestro país y demás partes contratantes en su inciso (j) a respetar, preservar y mantener (con arreglo a la legislación nacional y en la medida de lo posible), los conocimientos, innovaciones y prácticas de las comunidades indígenas y locales que entrañen estilos tradicionales de vida pertinentes para la conservación y la utilización sostenible de la diversidad biológica. También obliga en esos mismos términos a promover su aplicación más amplia, con la aprobación y participación de quienes posean esos conocimientos, innovaciones y prácticas, así como a fomentar que los beneficios derivados de su utilización se compartan equitativamente.

En su mayoría integradas tras la firma del CDB, la LGEEPA contiene diversas disposiciones que hacen referencia al conocimiento tradicional y los pueblos indígenas. Para empezar, establece el garantizar su derecho a la protección, preservación, uso y aprovechamiento sustentable de los recursos naturales y la biodiversidad, como uno de los principios que el Ejecutivo Federal debe observar en la formulación y conducción de la política ambiental.

Además, señala como parte del objeto del establecimiento de áreas protegidas (AP), la generación, rescate y divulgación de conocimientos, prácticas y tecnologías tradicionales que permitan la preservación y el aprovechamiento sustentable, así como la protección de los entornos naturales de zonas, monumentos y vestigios arqueológicos, históricos, artísticos y otras áreas de importancia para la cultura e identidad de los pueblos indígenas. También se prevé su participación en el establecimiento, administración y manejo de las AP para propiciar el desarrollo integral de la comunidad y asegurar la protección y preservación de los ecosistemas y su biodiversidad, así como la consulta de su opinión previa a la expedición de las declaratorias para su establecimiento y la posibilidad de otorgarles la administración de las AP, una vez que se cuente con el programa de manejo respectivo.

Asimismo, esta ley indica que la Semarnat puede promover la expedición de declaratorias de AP en terrenos de propiedad de pueblos indígenas o sobre los que tengan un contrato con terceros a solicitud de dichos pueblos, caso en el cual el manejo podría quedar a cargo de los promoventes. También prevé que destinen voluntariamente los predios que les pertenezcan a acciones de preservación de los ecosistemas y su biodiversidad y soliciten a la Semarnat el reconocimiento de estos como áreas productivas dedicadas a una función de interés público.

Finalmente, entre los criterios para la preservación y aprovechamiento sustentable de la flora y fauna silvestres que deben considerar las autoridades conforme a esta ley, está el conocimiento biológico tradicional y la participación de las comunidades y pueblos indígenas en la elaboración de programas de biodiversidad de las áreas en que habiten. Por lo anterior, la Semarnat tiene el deber de promover y apoyar el manejo de la flora y fauna silvestres, con base en este conocimiento, además de información técnica, científica y económica.

A estas modificaciones y adiciones a la LGEEPA, siguieron la promulgación de la LGVS en 2000, de la LGDFS en 2003 y de la LGPAS en 2007, en todas las cuales se hacen referencias al conocimiento tradicional o de los pueblos indígenas, algunas de enorme relevancia. Entre ellas sobresalen la declaración de nulidad de patentes relativas a recursos genéticos forestales que no reconozcan los derechos de comunidades indígenas a la propiedad, conocimiento y uso de las variedades locales (art. 102, LGDFS), así como el reconocimiento de la coexistencia de derechos de aprovechamiento de vida silvestre en un mismo predio, por un lado, por parte de sus propietarios o legítimos poseedores (art. 4, LGVS) y, por otro, de integrantes de comunidades rurales con fines rituales y ceremoniales (art. 93, LGVS).

Desafortunadamente, todo esto suele quedar en retórica y es insuficiente para proteger este importante acervo de conocimiento, su desarrollo y el intercambio apegado a principios de diversidad, equidad y sustentabilidad. Esto se refleja claramente en la inexistencia de regímenes *sui generis,* a más de 15 años de la firma del CDB, en la legislación en materia de propiedad intelectual prevale-

ciente y en las iniciativas frustradas de legislar el acceso y la distribución de beneficios.

Como fondo de lo previsto en la legislación sobre el conocimiento tradicional y su protección, hemos analizado elementos esenciales de este conocimiento a la luz de los cuales se perfila una mejor definición de la forma en que podría darse cumplimento a los objetivos del CDB sobre el respeto, preservación y mantenimiento de innovaciones y prácticas de las comunidades indígenas, su aplicación más amplia y la repartición equitativa de beneficios. Además de tales elementos de base, es necesario resaltar la posición desigual de los pueblos y comunidades indígenas ante los organismos encargados de la impartición de justicia, la dificultad en la obtención de pruebas y los altos costos de los peritajes. Sin un mecanismo que los apoye económica y profesionalmente para el ejercicio de sus derechos, difícilmente podrán tenerse resultados favorables en la protección del conocimiento tradicional, aun si se desarrolla un marco legal completo y adecuado.

La legislación nacional debe evolucionar para tutelar derechos territoriales de los pueblos indígenas (López 2002) y proteger de manera óptima el conocimiento tradicional, sobre todo en actividades de acceso con fines biotecnológicos. A pesar de esto, existen acciones de política pública e información y figuras del derecho civil que pueden y deben utilizarse para brindar la mayor protección legal posible a dicho conocimiento, particularmente cuando exista voluntad de los interesados en el mismo (Cabrera 1993). La importancia de un cambio de perspectiva en la evaluación de lo que significa protegerlo y distribuir beneficios derivados de él equitativamente, tomando en cuenta los elementos señalados a lo largo de este trabajo, favorecería su subsistencia y la de la biodiversidad con la que el conocimiento tradicional se relaciona.

Notas

1 Cuando hablamos de pueblos y comunidades indígenas lo hacemos siguiendo la categorización que hace el artículo 2º constitucional, entendiendo a los primeros como aquellas entidades jurídicas que conservan instituciones culturales y políticas particulares, y a las segundas como la unidad social, económica y cultural asentada en un determinado territorio.

2 Tal es el caso de la Constitución de San Luis Potosí y la de Oaxaca, que reconocen a las comunidades indígenas como entidades de derecho público.

3 La Recomendación 08/2002 de la Comisión Nacional de Derechos Humanos a los secretarios de Medio Ambiente y Recursos Naturales, de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, y de Desarrollo Social, en la que se solicitó la modificación del Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado, con el objeto de atender las necesidades económicas y culturales de la comunidad Cucapá, constituye un claro ejemplo en el que los derechos de territorio requirieron la articulación de diversos derechos culturales y económicos contenidos en nuestra Carta Magna para hacerse valer (fracciones I, III, IV y VI del inciso A del artículo 2º, así como su apartado B y el Convenio 169 de la OIT).

Referencias

Agrawal, A. 1995. Dismantling the divide between indigenous and scientific knowledge. *Development and Change* **26**: 413-439.

Anónimo. 2001. *Conocimientos tradicionales: Necesidades y expectativas en materia de propiedad intelectual.* Organización Mundial de la Propiedad Intelectual, Ginebra.

Berkes, F., J. Colding y C. Folke. 2000. Rediscovery of traditional knowledge as adaptive management. *Ecological Applications* **10**: 1251-1262.

Berlin, B. 1992. *Ethnobiological classification: Principles of categorization of plants and animals in traditional societies.* Princeton University Press, Princeton.

Brokensha, D., D. Warren y O. Werner (eds.). 1980. *Indigenous knowledge systems and development.* University Press of America, Lanham.

Cabrera, J. 1993. Los contratos internacionales de uso de diversidad biológica. *Revista de Derecho Privado* **4**: 375-396.

Cornwall, A. 2002. *Making spaces, changing places: Situating participation in development.* IDS Working Paper 170. Institute of Development Studies, Brighton. Disponible en <*http://www.ids.ac.uk/ids/bookshop/wp/wp170.pdf*>

Chambers, R. 1997. *Whose reality counts? Putting the first last.* Intermediate Technology Publications, Londres.

Ellen, R., y H. Harris. 2000. Introduction, en R.F. Ellen, P. Parkes y A. Bicker (eds.), *Indigenous environmental knowledge and its transformations: Critical anthropological perspectives.* Routledge, Londres, pp.1-34.

Hamilton, M. 1994. *Ex situ* conservation of wild plant species: Time to reassess the genetic assumptions and implications of seed banks. *Conservation Biology* **8**: 39-49.

López, F. 2002. Territorios, tierras y recursos naturales de los pueblos indígenas de México, en *Constitución y derechos indígenas.* Instituto de Investigaciones Jurídicas, UNAM, México, pp. 121-143.

Moyer-Henry, K. 2008. Patenting Neem and Hoodia: Conflicting decisions issued by the opposition board of the European Patent Office. *Biotechnology Law Report* **1**:1-10.

Ortiz-Monasterio, A. 2006. ¿Entre la espada y la pared? Conocimiento indígena y bioprospección en México. *Ciencias* **83**:42-52.

Segob. 2001. "Decreto por el que se reforma el artículo 2° de la Constitución Política de los Estados Unidos Mexicanos". *Diario Oficial de la Federación,* 14 de agosto de 2001.

Shiva, V. 1996. *Biopiracy: The plunder of nature and knowledge.* South End Press, Cambridge, Mass.

Swanson, T. 1995. *Intellectual property rights and biodiversity conservation.* Cambridge University Press, Cambridge.

Toledo, V. 2001. Biodiversity and indigenous peoples, en S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of biodiversity.* Academic Press, San Diego, pp. 1181-1197.

Toledo, V., B. Ortiz-Espejel, L. Cortés, P. Moguel y M.J. Ordóñez. 2003. The multiple use of tropical forests by indigenous peoples in Mexico: A case of adaptive management. *Conservation Ecology* **7**:9. Disponible en <*http://www.consecol.org/vol7/iss3/art9*>.

Twarog, S., y P. Kapoor (eds.). 2004. *Protecting and promoting traditional knowledge: Systems, national experiences, and international dimensions.* United Nations Conference on Trade and Development. Organización de las Naciones Unidas, Ginebra. UNCTAD/DITC/TED/10. Disponible en <*http://www.unctad.org/en/docs/ditcted10_en.pdf*>.

Wilson, E.O. 1992. *The diversity of life.* Norton, Nueva York.

18 Biodiversidad humanizada

AUTORES: Hugo R. Perales Rivera • J. Rogelio Aguirre Rivera
AUTORES DE RECUADROS: 18.1, Alfonso Octavio Delgado Salinas •
18.2, Juan Antonio Reyes-Agüero • 18.3, José de Jesús Sánchez González
REVISORES: Patricia Colunga-GarcíaMarín • Stephen B. Brush • Takeo A. Kato

Contenido

Recuadros

Apéndices

Perales, H.R., y J.R. Aguirre. 2008. Biodiversidad humanizada, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 565-603.

Resumen

México es uno de los centros de origen de la agricultura y de especies vegetales fundamentales para la vida humana. Hace más de 6 000 años se utilizaba el maíz, y para entonces algunas calabazas tenían ya unos 4 000 años asociadas a los pobladores de México. La revisión de los códices y otros documentos históricos nos indica que el número de especies utilizadas por los pobladores de México en el siglo XVI era posiblemente tan grande como el actual. Es sabido que el maíz, diversos frijoles y calabazas, el algodón, el aguacate, la vainilla y otras especies importantes se originaron y domesticaron en México. Otras especies domesticadas en México, como los chiles, el jitomate y el cacao, tuvieron su origen biológico en Sudamérica. Desde el siglo XV el intercambio de especies se intensificó y un conjunto de especies mexicanas fueron introducidas en otros continentes; también recibimos muchas especies que se adoptaron ampliamente y se acriollaron, con lo cual algunas se diversificaron notablemente. Varias especies asociadas a los antiguos pobladores no solo permanecen en uso hasta nuestros días, sino que constituyen más de la mitad del consumo de alimentos en el país; en cambio, otras cayeron en desuso y representan un potencial por desarrollar. No todas las especies humanizadas han sido domesticadas y en muchos casos se ha preferido mantenerlas en condiciones silvestres y seguirlas recolectando en lugar de tenerlas bajo cultivo. Actualmente se reconoce que las especies humanizadas conforman un gradiente continuo entre especies domesticadas y recolectadas. Ejemplos de lo anterior los encontramos en las cactáceas, entre las cuales muchas tunas, xoconostles y pitayas son solo recolectadas, otras favorecidas o incrementadas y algunas más se encuentran bajo cultivo y con cierta domesticación. Muchas especies nativas de México sin domesticación y con uso medicinal, ornamental, forestal u otro, constituyen un gran potencial económico para el futuro. Cuando se examina la biodiversidad humanizada también es importante considerar la variación genética en estas especies y sus parientes silvestres, particularmente de aquellas que fueron domesticadas en México. En contraste con la abundancia de especies vegetales domesticadas en México, antes del siglo XV solo había dos especies animales propiamente domesticadas: el guajolote, de origen americano, y el perro, introducido de Asia por los primeros pobladores de América. Sin embargo, el número de especies animales humanizadas en distintos grados es abundante. La mayoría de las especies animales utilizadas son producto de la caza, pero otras, como los insectos comestibles, son recolectadas y algunos insectos, como las abejas meliponas y la cochinilla de la grana, pueden considerarse casi domesticados. Un aspecto que es necesario destacar es la estrecha relación entre las culturas indígenas de México y la conservación de la biota humanizada. La relación entre culturas y biodiversidad no puede ser soslayada, y pretender conservar la biodiversidad humanizada sin propiciar condiciones de desarrollo para las culturas indígenas puede ser poco efectivo. México depende de la biodiversidad humanizada para su bienestar y desarrollo. La biodiversidad humanizada de México es de repercusión estratégica no sólo para el país sino para toda la humanidad. Si las políticas públicas pierden de vista lo anterior, ello posiblemente implicará la disminución de la riqueza genética y, por tanto, del patrimonio futuro.

18.1 Introducción

México es reconocido como uno de los seis o siete centros de origen, domesticación y diversificación de especies vegetales fundamentales para la subsistencia humana. La agricultura comenzó hace unos 8 000 a 12 000 años antes del presente (a.p.) en solo cuatro regiones del mundo: el actual territorio de México fue una de ellas. Un número importante de las especies vegetales domesticadas en México son ampliamente utilizadas en todo el mundo, pero también existe otro conjunto de especies nativas cuyas variantes domesticadas han sido poco adoptadas en otros países, aunque continúan siendo importantes en el país. Muchas de las plantas que se cultivan hoy en México fueron introducidas y algunas de ellas son muy importantes para la alimentación y bienestar de su población. Actualmente, alrededor de la mitad de las calorías que consumen los mexicanos proviene de especies originalmente domesticadas en el país. En contraste con las vegetales, el número de especies animales domesticadas en México es muy pequeño, pero la importancia actual de un conjunto de ellas en términos de utilidad es considerable. Los animales domésticos más importantes en México fueron introducidos por los españoles y aún hoy existen algunas variantes criollas derivadas de dichas introducciones. Además, hay otro conjunto de especies con diversos grados de humanización que son importantes para la población rural y con un considerable potencial futuro. La diversificación reciente de especies mexicanas ornamentales ha sido más intensa fuera del país y se sigue prestando poca atención a este potencial, al igual que al de las especies medicinales, forestales y variantes

espontáneas de las especies domesticadas mexicanas. Debemos considerar que una parte significativa de la diversidad de las especies vegetales y animales importantes en México se encuentra en íntima asociación con los grupos étnicos del país, por lo que es necesario encontrar formas para fomentar su uso y conservación, conforme estos grupos fortalecen sus capacidades de gestión y usufructo de sus territorios.

La biodiversidad humanizada son las plantas y animales que los humanos han alterado en sus características biológicas, abundancia y distribución. En esta revisión de la biodiversidad humanizada primero se recurre al registro arqueológico de las especies que utilizaban los antiguos pobladores de México y cuáles fueron recogidas en las crónicas después del contacto con los españoles. Luego, se examina qué se sabe desde el punto de vista científico sobre las especies que se originaron y domesticaron en México, sobre su dispersión a otros países y la introducción de especies útiles de otras regiones. Se revisa la importancia de la diversidad intraespecífica en este grupo de plantas y animales, así como el potencial económico de algunas de las especies mexicanas. Por último, se resalta la asociación entre los grupos étnicos de México y la biodiversidad humanizada del país.

18.2 Especies vegetales y animales en el registro arqueológico

El reconocimiento de México como uno de los centros de origen de la agricultura propició las investigaciones en torno a las especies que estuvieron asociadas a los antiguos pobladores del país. La mayor parte de lo que se conoce sobre ellas proviene de tres sitios (Smith 1997): la cueva de Guilá Naquitz cerca de Mitla, en Oaxaca; las cuevas de Coxcatlán y San Marcos cerca de Tehuacán, en Puebla, y las cuevas de Romero y Valenzuela cerca de Ocampo, en Tamaulipas (cuadro 18.1). [Véase adenda en pág. 603.]

Una de las sorpresas del registro arqueológico es que el maíz no fue de las primeras especies cultivadas (MacNeish 1967). Antes que el maíz ya se cultivaban diversas calabazas (*Cucurbita* spp.) y el guaje (*Lagenaria siceraria*); esta última es la única especie cultivada en México desde tiempos precolombinos sin ser nativa de América. Aunque la presencia humana en México data de más de 10 000 años a.p., el registro arqueológico más antiguo de maíz es de 6 250 años a.p. (Piperno y Flannery 2001), y solo llegó a ser importante en la subsistencia local hasta unos 3 000 años después. Estudios polinológicos recientes en microfósiles han llevado a proponer un registro más arcaico (7 250 años a.p.) para el cultivo de maíz en Tabasco (Pope *et al.* 2001), pero esa antigüedad está en discusión (Sluyter y Domínguez 2006; Pohl *et al.* 2007).

Un conjunto numeroso de especies también se encuentran antes que el maíz en el registro arqueológico de Tehuacán, aunque no es seguro que todas fueran cultivadas y domesticadas ya que el modo de vida de cazadores-recolectores coexistió con la domesticación y cultivo por milenios. Entre éstas se encuentra el aguacate (*Persea americana*), zapotes blanco (*Casimiroa edulis*) y negro (*Diospyros digyna*), coyol (*Acrocomia mexicana*), ciruela (*Spondias mombin*), chupandilla (*Cyrtocarpa procera*), cosahuico (*Sideroxylon* sp.) y posiblemente el chile (*Capsicum annuum*). Aunque el cacahuate (*Arachis hypogaea*) fue encontrado en estratos relativamente recientes, menos de 2 000 años a.p., esta especie originaria de Sudamérica es una de las evidencias de la introducción de plantas útiles en tiempos prehispánicos (Smith 1967). Otras plantas que también fueron encontradas en Tehuacán se presentan en el apéndice 18.1. Se puede observar que al igual

Cuadro 18.1 Registro más antiguo de las principales especies mesoamericanas domesticadas (años antes del presente)

		Sitio arqueológico		
	Especie	**Guilá Naquitz, Oaxaca**	**Tehuacán, Puebla**	**Ocampo, Tamaulipas**
Maíz	*Zea mays*	6 300	5 500	4 400
Frijol	*Phaseolus vulgaris*	2 100	2 300	1 300
Calabaza	*Cucurbita pepo*	10 000	7 900	6 300
Calabaza ayote	*Cucurbita argyrosperma*	—	2 100	5 000
Calabaza amarilla	*Cucurbita moschata*	—	—	2 800
Guaje	*Lagenaria siceraria*	10 000	7 200	6 400

Basado en Smith (2001, 2005).

que el maíz y las calabazas, algunas de las especies asociadas en el registro arqueológico permanecen en uso hasta nuestros días; en cambio, otras que fueron importantes cayeron en desuso.

En las cuevas de Tehuacán (Flannery 1967) solo se encontraron restos de dos especies animales domesticadas: el perro (*Canis lupus familiaris*) y el guajolote o pavo (*Meleagris gallopavo*). El perro fue introducido al valle de Tehuacán hace 5 000 años y se tiene evidencia de que era abundantemente utilizado como alimento desde hace unos 3 500 años. Los guajolotes fueron introducidos hace unos 1 800 años y aparentemente desde entonces ya eran utilizados como alimento. Hace 10 000 años a.p., al principio de la ocupación de Tehuacán, la cacería era principalmente de animales pequeños, aunque también se registraron restos de fauna mayor e incluso de algunas especies ahora extintas. Se tiene evidencia de que desde entonces hubo cacerías de liebres (*Lepus callotis* y *Lepus* sp.). Hacia 7 000 años a.p. las condiciones climáticas cambiaron y también la fauna; la caza de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y conejos (*Sylvilagus audubonii* y *S. cunicularius*) se tornó abundante, especies que siguen siendo importantes desde el punto de vista cinegético. La cacería continuó hasta tiempos recientes, pero después de 3 000 años a.p. ya no tuvo la amplitud e importancia que antes. Se han encontrado más de 50 especies de animales en el registro arqueológico (apéndice 18.1), aunque al parecer algunas no fueron utilizadas como alimento, como los murciélagos, o sólo ocasionalmente, como los roedores.

En la cueva de Guilá Naquitz se encontraron menos especies vegetales y animales que en Tehuacán (apéndice 18.1). Están presentes el maíz, el frijol común (*Phaseolus vulgaris*), la calabaza (*Cucurbita pepo*) y otras especies vegetales, de las cuales solo algunas no fueron a la vez encontradas en Tehuacán. El registro arqueológico más antiguo para el maíz (Piperno y Flannery 2001) y la calabaza común (Smith 1997) corresponden a Guilá Naquitz (cuadro 18.1). En las inflorescencias y olotes de maíz en Guilá Naquitz se ha encontrado evidencia de que el maíz fue domesticado a partir del teocinte (Benz 2001). No se encontraron especies de animales extintas en el registro de Guilá Naquitz.

En Paquimé (Casas Grandes), Chihuahua, se ha encontrado evidencia de cría de aves que data de hace unos 800 años a.p. Una especie importante en Paquimé y en algunos otros sitios en esa región fue la guacamaya roja (*Ara macao*), la cual se reproducía en cautiverio y sus plumas multicolores e iridiscentes eran comercializadas, aunque posiblemente también se comerciaba con aves vivas (Minnis *et al.* 1993). El hábitat natural de la guacamaya roja son las tierras tropicales, hasta el norte de Veracruz, unos 500 km al sureste de Paquimé, pero se han encontrado restos de esta guacamaya hasta en el sur de Utah, Estados Unidos, muy posiblemente provenientes de Paquimé. Aparentemente estas aves en cautiverio no fueron utilizadas con fines alimentarios sino religiosos (Minnis *et al.* 1993). En Paquimé también se encontró evidencia de reproducción de guajolotes en cautiverio. Se sabe que algunos pericos también se criaban en Mesoamérica antes de la llegada de los españoles (Valadez A. 1996), entre los que se encuentran el loro de Yucatán (*Amazona xantholora*), el loro frente blanca (*A. albifrons*) y el perico frente naranja (*Aratinga canicularis*). De un sitio arqueológico en Paso de la Amada en el Soconusco, Chiapas, se identificaron restos de 60 especies de aves, 36 de ellas propias de ambientes terrestres y 24 marinas, acuáticas o estuarinas, además de cuatro sin registro previo para la costa de Chiapas (Steadman *et al.* 2003). Las aves más comúnmente utilizadas fueron tórtolas y palomas (Columbidae), perdices o codornices (Phasianidae), caracaras (Falconidae), garzas (Ardeidae) y pavas de monte o chachalacas (Cracidae), las cuales siguen siendo importantes como piezas de caza donde habitan. Pero también se encontraron aves de otras familias, posiblemente utilizadas como mascotas o para aprovechar sus plumas.

18.3 Especies registradas por cronistas del siglo XVI

Poca información específica sobre las especies vegetales y animales quedó registrada en los códices prehispánicos, por lo que el conocimiento de las especies utilizadas en tiempo de la conquista deriva de los cronistas españoles. En el siglo XVI se escribieron tres obras importantes para el estudio de las especies utilizadas por los antiguos mexicanos (Picó y Nuez 2000a): el documento conocido como *Códice Florentino*, de fray Bernardino de Sahagún, cuyo título es *Historia general de las cosas de Nueva España* (escrito entre 1558 y 1577 y publicado en 1829-1830); la *Historia Natural de Nueva España*, de Francisco Hernández (escrito entre 1571 y 1577 y publicado en 1651), y el *Libellus de Medicinalibus Indorum Herbis* (opúsculo acerca de las hierbas medicinales de los indios) escrito en náhuatl por Martín de la Cruz en 1552 y traducido al latín por Juan Badiano, conocido como *Códice De la Cruz-Badiano*. Estas obras incluyen un conjunto de especies

útiles, aunque por los intereses de los autores se enfatizaron las medicinales.

El análisis botánico de estos códices ha arrojado información por demás interesante. Valdés y Flores (1985) estudiaron la obra de Hernández y encontraron mención de 3 076 plantas, de las cuales identificaron 667 en el nivel de especie y otras 347 en el de género o de familia. El estudio de Estrada L. (1989) del *Códice Florentino* encontró mencionadas 724 plantas, de las cuales pudo identificar 382 especies pertenecientes a 101 familias. Los usos más comunes de las plantas registradas en el *Códice Florentino* son medicinales (266 plantas) y comestibles (229 plantas), seguidos de ceremoniales (81 especies) y ornamentales (48 plantas). La mayor parte (503) de las plantas mencionadas tienen solo un uso, pero un buen número (79) tienen dos usos y 26 plantas tienen tres o más usos, aunque en varios casos se designa con un mismo nombre común a varias especies (por ejemplo, los izotes y amarantos). La mayor parte de estas especies con usos diversos son comestibles y medicinales, aunque destacan el algodón, el hule y el maguey con cinco usos los primeros y siete el último. El maíz tiene seis usos referidos en el *Códice Florentino*, esto es, ceremonial, comestible, tributario, combustible, medicinal y forrajero.

Los quelites, "las yerbas que se comen cocidas" (Sahagún), fueron particularmente importantes en tiempos prehispánicos. Urbina (1903) identificó 83 especies de quelites comestibles en los libros de Sahagún y Hernández, entre las que se encuentran algunas que se siguen usando en la actualidad, como los amarantos (*Amaranthus* spp.) y los quintoniles (*Chenopodium* spp.), pero la mayor parte de ellas han sido casi olvidadas. Recientemente Picó y Nuez (2000a) revisaron las especies hortícolas de hoja en las obras de Sahagún, Hernández y De la Cruz y señalaron que resulta difícil establecer cuáles de ellas eran cultivadas o recolectadas y si estas últimas eran arvenses en las milpas o se recolectaban en otros ambientes. Picó y Nuez (2000b) también estudiaron las hierbas (quelites) utilizadas como condimentos, entre las que destacan, desde entonces y aún en la actualidad, el epazote (*Chenopodium ambrosioides*), la hierbasanta (*Piper auritium*) y el papaloquelite (*Porophyllum ruderale*). Actualmente algunos de estos quelites son cultivados, pero siguen siendo en gran medida recolectados de las milpas (Vieyra-Odilon y Vivrans 2001). Urbina (1906) también estudió las plantas utilizadas por sus raíces comestibles y describió 48 especies.

Los animales son raros en la medicina prehispánica, casi siempre fueron complementarios de la plantas y muy posiblemente tuvieron un sentido mágico (Martín del Campo 1964). El número de animales descrito en el *Códice De la Cruz-Badiano* es poco extenso y predominan mamíferos, aves, reptiles e insectos (Martín del Campo, 1964). Hernández y Sahagún también describieron aves que eran mantenidas en jaulas por su canto (Valadez A. 1996). Cuando menos nueve especies fueron criadas para este fin, entre las que destacan el cenzontle (*Mimus polyglottos*), el tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) y la cotinga azuleja (*Cotinga amabilis*).

Aunque es posible que algunas especies hayan sido incorrectamente identificadas por los autores citados, estos números nos dan una buena idea de la cantidad de especies utilizadas en tiempos prehispánicos y muchas podrían ser reincorporadas al consumo o cultivo (Hernández-Bermejo y León 1994; Picó y Nuez 2000a, 2000b).

18.4 Especies domesticadas en México

La domesticación de biota es un proceso evolutivo sometido a selección natural y cultural. Como tal, debe entenderse que es gradual o continuo y que su rapidez y profundidad puede ser muy variable entre especies. El proceso de humanización de la biota domesticada antigua necesariamente tuvo que ser milenario y presentar al menos tres fases selectivas críticas. Primero, estas especies tuvieron que destacar regionalmente por sus atributos naturales (abundancia, persistencia, utilidad y reacción positiva a la humanización), que les permitieran atraer gradualmente la atención y concentración de los esfuerzos de procuración de los cazadores-recolectores. Luego, las especies cazadas o recolectadas con mayor frecuencia, durante más tiempo y con mejores resultados, tuvieron que superar exitosamente la prueba de ser sometidas a cría o cultivo, respectivamente; esto es, debieron resultar funcionales en un ambiente muy humanizado, con menor predominio de las fuerzas selectivas naturales, físicas y bióticas. Finalmente, las especies más exitosas en el ambiente humanizado tuvieron que comenzar a distinguirse morfológica, fisiológica y ecológicamente de sus conespecíficas silvestres, esto es, a diferenciarse genéticamente de ellas, al incrementarse el predominio de las presiones de selección artificial y reducirse su relación reproductiva con las poblaciones silvestres respectivas. En las especies perennes, utilizadas por sus frutos o por sus órganos subterráneos enriquecidos con carbohidratos de reserva, la plantación (multiplicación vegetativa) en el ambiente humanizado ha

conducido a la domesticación instantánea de variantes excepcionales, las cuales tendrían muy pocas o nulas posibilidades de persistir en condiciones naturales, por su condición mutante (somática o cromosómica), híbrida o extrema en la variación normal (Harris 1989; Harlan 1992).

De las 128 especies vegetales más importantes del mundo, incluidas en la lista de la FAO (2006), poco más de 10% fueron domesticadas en México. De acuerdo con Harlan (1992), al menos 10 géneros de plantas tienen especies diferentes domesticadas en Mesoamérica y en Sudamérica (domesticación vicariante), y otros tantos cuentan con especies distintas domesticadas en América y en el mundo antiguo.

El registro arqueológico sugiere claramente que algunas especies fueron domesticadas en México, pero por su naturaleza esta evidencia es generalmente insuficiente. Después de la conquista muchas especies fueron llevadas a otros continentes y adoptadas con entusiasmo. La aceptación fue tan amplia que llegó a dudarse del origen mexicano de algunas de ellas. Hace más de 100 años, De Candolle (1986) propuso la combinación de distintos criterios para determinar el origen de las plantas domesticadas, entre los cuales incluyó los basados en la arqueología, la paleontología, la botánica, la lingüística y la historia. Aunque se mantiene el criterio de integrar evidencias de distintos tipos, en la actualidad los métodos derivados de la biología molecular, esto es, el análisis del material genético, han tomado un lugar prominente en la determinación del origen de las plantas domesticadas, de manera que la solidez de gran parte del conocimiento actual al respecto proviene de estos métodos.

La primer recolecta extensa en México de variantes de especies vegetales posiblemente domesticadas en el país fue hecha por el botánico ruso Vavilov (Vavilov y Dorofeev 1992), quien empleó criterios de distribución y concentración espacial de la variación morfológica e identificó más de 50 especies comestibles de importancia económica originarias de México y más de 20 especies de ornamentales. Después, Dressler (1953) hizo una revisión basada en De Candolle y Vavilov y presentó una lista de 94 especies cultivadas en México en tiempos precolombinos, nueve de ellas originarias de Sudamérica y en ocho casos se carecía entonces de suficiente información para asignarles un origen evidente. Estudios posteriores han confirmado el origen mesoamericano de la mayor parte de las especies propuestas por estos autores (apéndice 18.2).

Aunque el maíz tuvo un proceso importante de diversificación en Sudamérica, actualmente no hay duda que se originó en México a partir del teocinte. Se conocen varios tipos de teocinte, pero el *Zea mays* subsp. *parviglumis* ha sido identificado como el más cercano al maíz (Matsuoka *et al.* 2002) y se cree que este se originó posiblemente en la cuenca del Río Balsas (Doebley 1990) o en la Sierra de Oaxaca (Matsuoka *et al.* 2002). Con base en el análisis genético del maíz y del teocinte se ha calculado que la domesticación del maíz ocurrió hace unos 9 200 años a.p., unos 3 000 años antes del primer registro arqueológico. Sin embargo, esta estimación es consistente con la evidencia arqueológica ya que es muy posible que los teocintes analizados no fueron descendientes directos de los ancestros particulares del maíz y la fecha representa solo el límite superior asociado a la domesticación de la especie.

Si bien el frijol común (*Phaseolus vulgaris*) se originó y domesticó en México, se sabe que también se produjo una domesticación independiente en Sudamérica (Gepts *et al.* 1986), y posiblemente hubo múltiples domesticaciones de esta especie en ambas regiones (Heiser 1979; Beebe *et al.* 2000; Pickersgill *et al.* 2003). La distribución de plantas silvestres de frijol común se conoce desde el noroeste de Argentina hasta el norte de México (Gepts y Debouck 1991), pero las semillas de las poblaciones mesoamericanas se caracterizan por ser más pequeñas que sus contrapartes sudamericanas. En México también se encuentran más de 50 especies silvestres del género *Phaseolus* (véase recuadro 18.1). Otras cuatro especies de *Phaseolus* fueron también domesticadas en México. El ayocote (*P. coccineus*) y el ibes (*P. dumosus*) son comunes en regiones templadas; el ayocote se encuentra en gran parte del país y el ibes en el sureste de México y Guatemala. El frijol tépari (*P. acutifolius*) fue domesticado en el noroeste de México. El ib o frijol lima (*P. lunatus*), común en México en la Depresión del Balsas, la Península de Yucatán y la Planicie Costera del Golfo y en Sudamérica (Ballesteros 1999), posiblemente también tiene dos centros de domesticación independientes en Mesoamérica y Sudamérica (Gutiérrez-Salgado *et al.* 1995). [Véase adenda en pág. 603.]

Las calabazas y chiles presentan una situación similar, con distintas especies domesticadas en Mesoamérica y Sudamérica (Heiser 1979). Cuatro especies de calabaza fueron domesticadas en México y aún existen variantes silvestres de algunas de ellas. La calabaza más común (*Cucurbita pepo*), que incluye la que se consume inmadura conocida como calabacita, aparentemente tuvo cuando menos dos domesticaciones independientes: una en el noreste de México y este de Estados Unidos y la otra posiblemente en el sur de México, donde también fue domesticado el ayote (*C. argyrosperma*) (Sanjur *et al.*, 2002). La calabaza amarilla (*C. moschata*) quizá se origi-

nó en tierras bajas del norte de Sudamérica (Sanjur *et al.* 2002), aunque el registro arqueológico de Ocampo, Tamaulipas, presenta indicios de su presencia desde hace más de 2 000 años (Smith 1967). El chilacayote (*C. ficifolia*) se cultiva en tierras más altas, donde muchas veces, al ser perenne, persiste en las milpas sin ser resembrado; aún se desconoce la especie silvestre que le dio origen, aunque posiblemente es originaria de México. En Sudamérica se domesticó una calabaza (*C. maxima*) aparentemente desconocida en el México precolombino y aun hoy raramente cultivada en el país (Cutler y Whitaker 1961).

Se ha propuesto que el género *Capsicum* se originó en Bolivia (McCleod *et al.* 1982) y se dispersó en forma natural a México, donde es posible encontrar variantes silvestres de chile (*Capsicum annuum* subsp. *glabriusculum*). Dos de sus especies fueron domesticadas en Mesoamérica. La especie más común en México es *C. annuum* y presenta muchas variantes en picor y en forma y tamaño de fruto. El chile de árbol (*C. frutescens*) es bastante común y también fue domesticado en este país. Además, en México se cultiva el chile habanero (*C. chinense*) en regiones cálidas, y el chile de cera o manzano (*C. pubescens*) en regiones templadas de altura. Estas dos especies fueron introducidas de Sudamérica, el habanero (amazónico) posiblemente por la vía litoral del Caribe, y el manzano (de origen andino) por la vía litoral del Pacífico. En Sudamérica también se domesticó otra especie importante de chile (*C. baccatum*), el cual presenta formas similares al chile común mexicano, pero prácticamente se desconoce en este país (Pickersgill 1971).

El aguacate ha sido clasificado en tres razas que en realidad corresponden a tres subespecies, por sus diferencias morfológicas y por distribuirse naturalmente en tres pisos ecológicos distintos. La raza mexicana (*Persea americana* subsp. *drymifolia*) presenta cáscara delgada comestible, la cual, al igual que sus hojas, tienen un agradable olor anisado; es la raza más tolerante a bajas temperaturas y propia de tierras altas. La raza guatemalteca (*P. americana* subsp. *guatemalensis*) comprende los cultivares de mayor importancia económica y es propia de tierras intermedias con climas semicálidos. La raza antillana (*P. americana* subsp. *americana*), conocida en México como pahua, es propiamente de la costa oeste de Centroamérica y se distribuye en climas cálidos. El chinine (*P. schiedeana*) es una especie semisilvestre y común en algunas regiones y mercados del sureste de México. Es posible que otras nueve especies de *Persea* que han sido descritas, con excepción de *P. schiedeana*, sean parte de la misma especie del aguacate común (Mhameed *et al.* 1997; Van der Werff 2002). Estudios recientes confirman la existencia de las tres razas (Mhameed *et al.* 1997; Fiedler *et al.* 1998), aunque sugieren que su delimitación botánica no es tan clara como se había supuesto (Ashworth y Clegg 2003).

El algodón es un caso interesante y complicado, ya que pertenece a un género con cuatro especies útiles originarias de África, Asia, Mesoamérica y Sudamérica, con relaciones filogenéticas convergentes, pero domesticadas independientemente (Wendel y Cronn 2003). El algodón originario de México (*Gossypium hirsutum*) es la fibra textil más ampliamente utilizada en el mundo y aporta más de 95% de la producción mundial. La investigación genética con el algodón mexicano sugiere que fue domesticado en la Península de Yucatán, donde aún se encuentran poblaciones silvestres, pero con un linaje independiente en Centroamérica (Brubaker y Wendel 1994). Además, se han encontrado dos centros de diversificación para esta especie, uno en el sur de México y Guatemala, en donde aparentemente se originaron las variantes de las cuales se han derivado los cultivares comerciales de Estados Unidos (Brubaker y Wendel 1994), y el otro en el Caribe (Wendel *et al.* 1992). Por otro lado, las dos especies americanas cultivadas son alopoliploides; esto es, son el resultado del cruzamiento entre dos especies distintas y la duplicación del genoma de estos híbridos. Aparentemente estas especies aparecen en América en épocas geológicas distintas (Wendel y Cronn 2003). Uno de los progenitores está asociado al proceso de separación de América y África (hace unos 60 a 100 millones de años) y pertenece a un grupo genético común en el oeste de América, pero desconocido en el resto del mundo. El otro progenitor procede de una migración reciente, aparentemente por el Pacífico, y pertenece a un grupo genético cultivado en África y Asia. La cruza y duplicación genómica sucedió hace 1 a 1.2 millones de años y dejó descendientes en Hawai, otras islas del Pacífico y en las especies cultivadas de América (Wendel y Cronn 2003).

El cacao (*Theobroma cacao*) es un caso especial. Se sabe que el género tiene su mayor diversidad en Sudamérica y que su domesticación ocurrió en México. Convencionalmente se ha supuesto que el cacao se originó en la región amazónica de Sudamérica y que fue llevado a México en tiempos precolombinos. Hernández, en la *Historia natural de Nueva España*, describió cuatro variantes de cacao cultivadas en México en el siglo XVI, con usos medicinales y rituales (Dillinger *et al.* 2000), y nada similar es conocido para Sudamérica. Sin embargo, no se ha podido explicar por qué se introdujo ya que no hay evidencia del uso de la semilla en Sudamérica previo a su

Recuadro 18.1 *Phaseolus* en México

Alfonso Octavio Delgado Salinas

El género *Phaseolus* L., al que pertenece el frijol común, es originario del continente americano y se distribuye en el sureste de Canadá, este y suroeste de Estados Unidos, México, Centroamérica, Antillas y Sudamérica, principalmente en la región andina hasta el norte de Argentina. *Phaseolus* es parte de la económicamente importante subtribu Phaseolinae, de la familia Fabaceae, y es pariente cercano del género *Vigna*, también con especies agrícolamente importantes, como los frijoles adzuki y mungo de Asia y el cowpea africano.

Phaseolus es un género con nueve grupos filogenéticos dentro de una sola línea evolutiva general (Delgado-Salinas *et al*. 1999; Freytag y Debouck 2002). De las más de 60 especies silvestres del género *Phaseolus* (cuadro 1), en México se encuentran por lo menos cincuenta (83%), y de estas 34 son endémicas. Los estados con mayor riqueza de especies son Oaxaca y Jalisco. Sólo cinco de ellas cuentan con variantes domesticadas (cuadro 2), pero algunas de sus variantes silvestres y de otras especies silvestres son utilizadas por diferentes grupos étnicos (cuadro 3). Su valor nutritivo y agronómico es reconocido en todo el mundo. Los diferentes cultivares tradicionales y fitotécnicos de estas cinco especies son producto del proceso de domesticación llevado a cabo desde hace más de 5 000 años por diferentes grupos humanos, habitantes tanto de la región mesoamericana como de la región andina en América del Sur. Es importante apuntar que México aún cuenta con variantes silvestres de cuatro de las cinco especies domesticadas.

Las especies de *Phaseolus* son herbáceas volubles y por lo general se encuentran creciendo en espacios abiertos, enredando sus tallos en las ramas de otras plantas o postradas sobre el suelo del bosque. Muchas especies son vistosas por sus inflorescencias, con numerosas flores de color violáceo, rosa, blanco o rojo. En México se encuentran en casi todos los tipos de vegetación, desde el nivel del mar hasta los 3 000 m de altitud. Sin embargo, es en los bosques tropicales subhúmedos y en los templados de pino, encino o mixtos de encino y pino donde son más frecuentes. La mayoría de ellas se desarrollan en suelos con buen drenaje, donde anclan sus raíces gruesas que les permiten vivir por varios años en asociación con bacterias fijadoras de nitrógeno y

Cuadro 1 Especies del género *Phaseolus*

1. *P. acutifolius** [SC]	14. *P. filiformis**	27. *P. maculatus**	40. *P. parvifolius* [E]	53. *P. sinuatus***
2. *P. albescens* [E]	15. *P. glabellus* [E]	28. *P. macvaughii* [E]	41. *P. parvulus**	54. *P. smilacifolius***
3. *P. amblyosepalus* [E]	16. *P. grayanus**	29. *P. marechalii* [E]	42. *P. pauciflorus**	55. *P. sonorensis* [E]
4. *P. angustissimus**	17. *P. hintonii* [E]	30. *P. micranthus* [E]	43. *P. pedicellatus* [E]	56. *P. talamancensis***
5. *P. anisophyllus* [E]	18. *P. jaliscanus* [E]	31. *P. microcarpus**	44. *P. perplexus* [E]	57. *P. tenellus* [E]
6. *P. augusti***	19. *P. juquilensis* [E]	32. *P. mollis***	45. *P. persistentes***	58. *P. tuerckheimii**
7. *P. campanulatus* [E]	20. *P. laxiflorus* [E]	33. *P. neglectus* [E]	46. *P. plagiocylix* [E]	59. *P. viridis**
8. *P. chiapasanus* [E]	21. *P. leptophyllus* [E]	34. *P. nelsonii* [E]	47. *P. pluriflorus* [E]	60. *P. vulgaris** [SC]
9. *P. coccineus** [SC]	22. *P. leptostachyus**	35. *P. nodosus* [E]	48. *P. polystachios***	61. *P. xanthotrichus**
10. *P. costaricensis***	23. *P. lignosus***	36. *P. novoleonensis* [E]	49. *P. reticulatus* [E]	62. *P. xolocotzii* [E]
11. *P. dasycarpus* [E]	24. *P. lunatus** [SC]	37. *P. oaxacanus* [E]	50. *P. ritensis**	63. *P. zimapanensis* [E]
12. *P. dumosus** [C]	25. *P. macrolepis***	38. *P. oligospermus**	51. *P. rotundatus* [E]	
13. *P. esperanzae* [E]	26. *P. maculatifolius* [E]	39. *P. pachyrrhizoides***	52. *P. salicifolius* [E]	

E: especie endémica de México.
SC: especie con variantes domesticadas y silvestres en México.
C: especie con variantes domesticadas, pero sin variantes silvestres en México.
* Presente en México y otros países.
** Ausente en México.
Fuente: Delgado *et al*. 1999; Freytag y Debouck 2002.

Cuadro 2 Especies domesticadas del género *Phaseolus*

Especie	Variante silvestre conocida	Nombre común o local	Origen
P. acutifolius	Sí	Tépari y escumite	Noroccidente de México y suroeste de Estados Unidos
P. coccineus	Sí	Ayocote, patolas, tecomari y frijolón	México
P. dumosus	Sí	Gordo, acalete, ibes, cubá, frijol toda la vida, piloy, piloya, pilillo	Sur de México y Guatemala
P. lunatus	Sí	Frijol navajita, frijol lima, ib, ixtapacal, chilipuca, pallares y comba	Mesoamérica y la región Andina
P. vulgaris	Sí	Frijol, *garden bean, kidney bean,* ñunas y porotos	Mesoamérica y la región Andina

Cuadro 3 Usos de las variantes de las especies silvestres y cultivadas de *Phaseolus*

Especie	Cultivada	Comestible	Forrajera	Medicinal	Otros usos
P. acutifolius	Sí	Semilla			
P. coccineus	Sí	Raíz, follaje, flor, fruto y semilla	Follaje y fruto	Raíz y hojas	Ornamental y mágico
P. dumosus	Sí	Fruto y semilla	Follaje y fruto		
P. filiformis	No		Follaje		
P. glabellus	No	Flor y semilla			
P. leptostachyus	No			Follaje	
P. lunatus	Sí	Semilla		Follaje	
P. maculatus	No	Semilla	Follaje	Raíz	
P. ritensis	No	Semilla	Follaje	Raíz	
P. vulgaris	Sí	Fruto y semilla	Follaje		Colorante

microsimbiontes de los géneros *Bradyrhizobium* y *Rhizobium*. Su follaje, flores y frutos son muy apreciados por diversos animales y esto las hace vulnerables en varias etapas de su vida. Sin embargo, estas plantas han desarrollado compuestos químicos secundarios que las protegen en buena parte. Muchas especies son polinizadas por abejas silvestres y algunas lo son por colibríes. Los frutos o vainas pueden contener desde una hasta cerca de 20 semillas, las cuales son comúnmente expulsadas a varios metros de distancia al separarse violentamente sus valvas elásticas. Mediante la domesticación han resultado plantas con frutos inmaduros (ejotes) y semillas (granos) de dimensiones más grandes.

Diferentes especies pueden habitar un mismo tipo de comunidad vegetal y la coincidencia de varias de ellas en determinado bosque, barranca o vertiente es frecuente. Esta concurrencia no solo propicia una competencia entre congéneres por nutrientes y polinizadores, sino que crea las posibilidades de que varias especies de frijoles silvestres corran riesgos simultáneos ante disturbios naturales o provocados en una determinada región. Son muchas las especies que tienen distribución extensa y, en contraste, hay algunas que restringen su área a unas cuantas localidades; así, *Phaseolus marechalii* solo se ha recolectado en bosques perturbados del Eje Neovolcánico. Solo se conoce la extinción probable de una de ellas, *P. leptophyllus*, la cual fue vista por última vez en el siglo XVIII en las montañas que circundan Chilpancingo, Guerrero. La diversidad de las especies silvestres de *Phaseolus* es amenazada por la destrucción de sus hábitats, por la erosión del suelo que provoca decremento de su materia orgánica y de bacterias fijadoras de nitrógeno y microsimbiontes, así como por la destrucción de polinizadores potenciales y la presencia de plantas invasoras y plagas.

domesticación en México, y el uso de la pulpa del fruto es poco importante (Schultes 1984). Esto motivó que De la Cruz *et al.* (1995) y Whitkus *et al.* (1998) propusieran la existencia de poblaciones silvestres de cacao en Mesoamérica y Sudamérica, desconectadas en Panamá. Sin embargo, la evidencia molecular reciente apunta al origen Sudamericano e introducción a Mesoamérica (Motamayor *et al.* 2002). Así, es posible que con el cacao haya sucedido lo mismo que con otras especies de origen sudamericano pero con domesticación y diversificación mesoamericana; es decir, que solo con la motivación de una humanización incipiente (recolección o cultivo) fueran introducidas a Mesoamérica por ambas rutas litorales de intercambio o de la difusión cultural terrestre más lenta.

El jitomate (*Lycopersicon esculentum*), nombre indígena basado en el del tomate (*Physalis philadelphica*) con el prefijo náhuatl "ji" de rojo, pertenece a un género sudamericano, pero la evidencia histórica, lingüística, arqueológica y etnobotánica favorece la domesticación en México (Rick 1976). Posiblemente se dispersó en forma natural (Jenkins 1948) o cultural, pero para cuando arribaron los españoles ya existían variantes cultivadas de frutos grandes. El camote (*Ipomoea batatas*) tiene una historia similar; es nativo de América pero en este caso aparentemente tuvo dos centros de domesticación independientes, uno en México y el otro en Sudamérica (Zhang *et al.* 2000). Se cree que la papaya (*Carica papaya*) es de Mesoamérica y las Antillas, pero aún no se ha establecido dónde fue domesticada y en Sudamérica se encuentran la mayor parte de sus congéneres (Jobin-Decor *et al.* 1997; Aradhya *et al.* 1999).

Son tantas las plantas domesticadas en México que baste lo anterior como ejemplo de la complejidad de historias, diversidad y relaciones entre especies de algunos casos importantes y estudiados.

Como se ha señalado, sólo había dos especies animales domesticadas en México cuando llegaron los españoles: el guajolote o pavo (*Meleagris gallopavo*) y el perro (*Canis lupus familiaris*). Hoy sabemos que los perros fueron introducidos por los primeros pobladores, por lo que se tratarán en otro apartado. Aún no se ha establecido con precisión dónde y cuándo fueron domesticados los guajolotes. Sin embargo se cree que el guajolote fue domesticado hace unos 2 000 años (Price 2002). La distribución actual de los pavos silvestres ocurre en el noreste y noroeste de México y en el este de Estados Unidos, y se han descrito seis subespecies definidas por el color y el patrón de colores (Mock *et al.* 2002; Price 2002). Se cree que las variantes domesticadas en México proceden de la subespecie *M. gallopavo gallopavo*. En el suroeste de Estados Unidos desde épocas precolombinas se criaban dos variantes de pavos distintas a las mexicanas, las cuales aparentemente se originaron en forma independiente de la domesticación mexicana aunque fueron contemporáneas (Crawford 1992). Se ha propuesto que el pavo fue domesticado inicialmente por motivos religiosos (Price 1984; Valadez A. 1996).

18.5 Gradiente de domesticación de la biodiversidad humanizada

Hace algunas décadas el énfasis en el estudio de las especies humanizadas se ponía en establecer los centros de origen de las especies domesticadas, en particular de las plantas. Se consideraba que las especies que no se cultivaban ni presentaban signos de domesticación eran simplemente silvestres, aunque se reconociera que algunas han sido recolectadas en forma recurrente y las características de sus poblaciones fueran anormales desde el punto de vista de especies silvestres. La biodiversidad humanizada puede ser mejor descrita a partir de un concepto de gradiente de humanización, en el cual, como situaciones extremas, algunas especies son exclusivamente producidas y otras sólo son ocasionalmente recolectadas. No todas las especies humanizadas han sido domesticadas y en muchos casos se ha preferido mantenerlas en condiciones silvestres y seguirlas recolectando en lugar de tenerlas bajo cultivo. Muchas especies siguen siendo recolectadas en sus ambientes naturales, otras se recolectan después de haber sido favorecidas o auspiciadas en ambientes muy humanizados, como los campos de cultivo, y otras más son enriquecidas o incrementadas sin ser propiamente cultivadas. Ejemplos de lo anterior se encuentran en las cactáceas, entre las cuales muchas tunas, xoconostles (Colunga-GarcíaMarín *et al.* 1996) y pitayas (Casas *et al.* 1999; Arellano y Casas 2003) son solo recolectadas, otras favorecidas o incrementadas y otras más se encuentran bajo cultivo o han sido domesticadas (véase recuadro 18.2). Los quelites, brotes tiernos de muchas especies de diversos géneros y ampliamente consumidos desde tiempos prehispánicos y hasta nuestros días, son otro ejemplo notable de este gradiente de humanización, al igual que los magueyes (Colunga-GarcíaMarín *et al.* 1996) y otras especies.

Aunque el número de especies animales domesticadas en México es pequeño, el de humanizadas en distinto grado es abundante. Para subsistir se procura lo espontá-

neo o silvestre y se produce lo que se cultiva o cría. La cacería es la procuración de animales grandes, acuáticos y terrestres, y la recolección es la procuración de materiales vegetales. La cacería de peces, mamíferos, aves y reptiles pequeños, así como de insectos es muy similar a la recolección, pues su propósito es reunir pequeñas porciones dispersas. Además, algunos insectos fueron criados y al menos parcialmente domesticados, como las abejas sin aguijón y la cochinilla del nopal.

Se sabe que los antiguos pobladores de México ingerían insectos como alimento; incluso, entre los tributos para Moctezuma se encontraban los escamoles, conformados por huevos, larvas y pupas de las castas reproductoras de hormigas del género *Liometopum* (Ramos-Elorduy y Pino-Moreno 1989). Otros insectos comestibles ampliamente apreciados, y en algunos casos comercializados, son el gusano blanco y rojo del maguey (*Aegiale hesperiaris* y *Comadia redtenbacheri*, respectivamente), varios chapulines (especies de *Sphenarium* y *Melanoplus*), los jumiles (*Euchistus* spp.) y las hormigas chicatanas (*Atta* spp.). Se han registrado más de 70 especies de insectos que se consumen como alimento humano pertenecientes a ocho órdenes y 28 familias; tan solo de chapulines se han registrado 27 especies comestibles (Ramos-Elorduy y Pino-Moreno 1989). Para la mayoría de estos insectos es difícil hablar de domesticación ya que básicamente son recolectados, pero en los casos de los escamoles, gusanos de maguey, el gusano del madroño (*Eucheira socialis*), la cochinilla o grana del nopal (*Dactylopius coccus*) y las abejas de miel nativas de México (*Melipona beecheii* y otras especies) la relación con los humanos ha sido más estrecha y podrían ser considerados como de domesticación incipiente. El uso de insectos como alimento sigue siendo mucho más común entre los indígenas

Recuadro 18.2 Gradiente de domesticación de *Opuntia* en la Altiplanicie Meridional

Juan Antonio Reyes-Agüero

La Altiplanicie Meridional, en el centro norte de México, es una de la regiones más importantes en relación con *Opuntia*; en ella se encuentra 35% de las 83 especies silvestres de nopal que existen en México y la mitad de ellas es endémica de esa región. Además, allí están las extensiones más grandes de matorrales crasicaules de *Opuntia*, mejor conocidas como nopaleras y, a la vez, en dicha región se localiza la mayor cantidad de cultivares del género, principalmente en los solares de las casas campesinas, así como las mayores extensiones de plantaciones comerciales (Bravo Hollis 1978; Reyes-Agüero *et al.* 2005a). En el sur de la Altiplanicie, *Opuntia* fue importante para las culturas indígenas desde la etapa preagrícola, lo cual culminó con la especie más ampliamente domesticada, *O. ficus-indica*. Se ha postulado que el grupo étnico indígena otomí ha jugado un papel de primer orden, tanto en la domesticación como en la dispersión de las variantes de *Opuntia* en diversos lugares de la Altiplanicie Meridional (Bravo Hollis 1978; Reyes-Agüero *et al.* 2005a; Reyes-Agüero *et al.* 2005b). Por otra parte, en el norte de la Altiplanicie se desconocen evidencias de domesticación prehispánica de alguna especie de *Opuntia*; sin embargo, la recolección de tunas y nopalitos era una actividad cotidiana entre los chichimecas, habitantes de dicha región en el momento de la invasión europea. La recolección de tunas y nopalitos continuó con los colonizadores indígenas y españoles y los grupos mestizos que han habitado la región en los últimos 400 años. La recolección continua y sistemática de los nopales favoreció que algunas plantas de *Opuntia* con características excepcionales fueran sometidas a diferentes grados de tolerancia, auspicio o cultivo, y que comenzaran a ser llevadas al ambiente doméstico, en particular al solar (Colunga-GarcíaMarín *et al.* 1986). En los solares los clones de nopal han recibido las condiciones necesarias para su persistencia, y en estas especies se ha concentrado el esfuerzo de generaciones de recolectores por acopiar lo más útil de la diversidad genética del nopal en sus respectivos territorios de recolecta y de cientos de años de cuidados para preservarlos. Parte del producto de la relación de los humanos con los nopales son las entre 126 y 243 variantes de *Opuntia* nombradas y apreciadas por los recolectores y cultivadores de nopal (Reyes-Agüero *et al.* 2005a). Hasta la mitad del siglo pasado, la producción de los solares satisfizo el autoconsumo y la demanda regional de tuna y nopalito, pero en años posteriores esta demanda se convirtió en nacional, e incluso internacional. De las nopaleras de solar se derivaron unas diez variantes, las cuales pueden ser consideradas como cultivares tradicionales y han sido la base de aproximadamente 66 000 hectáreas de plantaciones comerciales de nopal tunero, y de más de 25 000 hectáreas para la producción de nopalito en el territorio nacional. Además, los solares aún contienen la

Recuadro 18.2 [*concluye*]

reserva de variantes disponible para satisfacer posibles demandas de nuevos mercados.

Inicialmente, solo se reconoció la domesticación en *O. ficus-indica* y se especulaba sobre sus ancestros putativos (Britton y Rose 1919). Luego, Bravo (1978) postuló que otras cuatro variantes de *Opuntia* eran de origen humano; esta lista posteriormente aumentó con las variantes de otras 23 especies (Reyes-Agüero *et al*. 2005a). La cantidad de cultivares tradicionales derivada de estas especies varía entre 126 y 243 (Reyes-Agüero *et al*. 2005a). En efecto, *Opuntia ficus-indica* es la especie con el mayor grado de domesticación, y se cultiva tanto por su fruto como para nopalito. *Opuntia ficus-indica* comparte características del síndrome de domesticación con otras especies, como se aprecia en el cuadro 1, pero presenta otros atributos exclusivos. En las variantes más humanizadas se destaca el predominio de frutos de color verde claro sobre los amarillo-castaño y rojo-púrpura; en cambio, en las nopaleras espontáneas y en las variantes de solares predominan los frutos rojos y rojos-púrpura (Reyes-Agüero *et al*. 2005b).

En *Opuntia*, el gradiente de domesticación inicia con variantes de solares pertenecientes a especies dominantes de la mayor parte de las nopaleras silvestres de la Altiplanicie (cuadro 1); continúa en la parte intermedia con variantes de *O. megacantha* y *O. chavena*, y termina con variantes de las dos especies que han sido consideradas con el mayor grado de domesticación: *O. ficus-indica* y *O. albicarpa*. Incluso, de la primera se desconocen poblaciones silvestres (Reyes-Agüero *et al*. 2004).

En este gradiente es notoria la abundancia de variantes de especies de la serie Streptacanthae. Lo anterior concuerda con el papel relevante que se ha postulado para *O. streptacantha* en la evolución cultural del género. En efecto, esta especie se distribuye ampliamente en la Altiplanicie Meridional y se encuentra desde el sur de la Altiplanicie Septentrional y las estribaciones del Eje Neovolcánico Transversal hasta las laderas de la Sierra Madre de Oaxaca (Bravo Hollis 1978). Así, esta especie ha estado en contacto con varios grupos humanos, tanto nómadas como sedentarios, para quienes ha sido un recurso espontáneo significativo. Su distribución tan amplia explica que *O. streptacantha* sea muy variable morfológicamente, lo cual a su vez pudo facilitar su selección artificial. Así, probablemente la selección cultural en la serie comenzó con *O. streptacantha*, posteriormente se amplió a poblaciones de especies más localizadas, como *O. hyptiacantha* y *O. megacantha*, para luego concentrarse en variantes con frutos grandes, asociadas ancestralmente con *O. albicarpa* y con *O. ficus-indica*.

Cuadro 1 Gradiente de domesticación de *Opuntia* asociado al primer eje de ordenación multivariable de 234 variantes de la Altiplanicie Meridional de México

Segmento del eje de ordenación	Domesticación	Especies de *Opuntia*	Atributos
1	Avanzada	*O. ficus-indica* y *O. albicarpa*	Cladodio grande, pocas hileras y baja densidad de aréolas, espinas cortas y difusas. Fruto grande y pesado con densidad baja de aréolas, pulpa dulce, semilla abundante y larga y un tercio abortiva
2		*O. ficus-indica, O. albicarpa* y *O. megacantha*	Intermedios y afines al segmento 1
3	Intermedia	*O. megacantha, O. albicarpa* y *O. hyptiacantha*	Intermedios
4		*O. streptacantha, O. hyptiacantha, O. chavena* y *O. megacantha*	Intermedio y afines al segmento 5
5	Incipiente	*O. streptacantha, O. hyptiacantha, O. joconostle* y *O. leucotricha*	Cladodio pequeño, muchas hileras y alta densidad de aréolas, todas las aréolas con espinas largas y erectas. Fruto pequeño, liviano, con aréolas densas, cáscara delgada, pulpa roja y poco dulce, semilla normal corta y escasa

Fuente: Reyes-Agüero *et al*. 2005a.

mexicanos que entre la población mestiza, posiblemente por prejuicios negativos sobre su consumo (Ramos-Elorduy y Pino-Moreno 1989).

La abeja melipona, o abeja sin aguijón, es uno de los casos más cercanos a un insecto domesticado en México. Desde la época prehispánica esta abeja tuvo gran importancia ya que de ellas se obtenía el único tipo de miel disponible, con la cual se hacía una bebida ritual. Se sabe que los mayas y totonacos criaban estas abejas, pero también esto sucedía en otras tierras tropicales en Centroamérica y particularmente en Brasil. La melipona más común en Yucatán y Chiapas es la xunan kab, abeja real o de monte (*Melipona beecheii*); entre los totonacos se criaban especies de trigonas, particularmente *Scaptotrigona mexicana*, conocida como pizil necmej o congo (Guzmán-Díaz *et al.* 2004). Otras especies que también han sido criadas son la abeja real roja, *M. solani*, la alazana, *S. pectoralis*, la doncellita o mechita, *Tetragonisca angustula*, y la doncellita prieta, *Nannotrigona perilampoides*. Otras especies que también brindan miel son difíciles de criar por sus hábitos de nidificación o por sus picaduras con sustancias cáusticas que causan ámpulas. En total se conocen más de 40 especies de Mesoamérica. Se ha señalado que el número de colonias bajo cría de la abeja real ha disminuido grandemente en la Península de Yucatán y que esta actividad se encuentra en peligro de extinción (Villanueva *et al.* 2005). No se debe confundir estas abejas con las abejas europeas (*Apis mellifera*), productoras de la miel comercial.

18.6 Diversidad en las especies humanizadas

Al examinar la biodiversidad humanizada es importante considerar la variación dentro de las especies. Es común que las especies domesticadas muestren grandes diferencias en los órganos y atributos de interés humano, y que este interés sea distinto entre cultivos. Por ejemplo, en los maíces se tienen diferencias en tamaño y forma de la mazorca, así como en el tamaño, forma, color, composición y dureza del grano. Hay mazorcas que miden desde unos 8 cm hasta más de 35 cm de largo, con granos puntiagudos, redondeados o aplanados, de colores blanco, crema, amarillo, anaranjado, rojo, castaño, morado, azul y algunos casi negros; incluso los hay con rayas rojas en fondo blanco, y harinosos, vítreos o cerosos. Además, la variación en las condiciones ambientales que se requieren para producir maíz es enorme; hay variantes para condiciones desde el nivel del mar hasta para más de 2 500 m de altitud, y para desde unos 400 mm de precipitación anual hasta las que son cultivadas en más de 2 000 mm. Existen maíces que producen elote en menos de 50 días y otros que tardan más de 250 en madurar. Actualmente se considera que en México existen cerca de 60 razas de maíz (Sánchez G. *et al.* 2000), cada una con variantes en color de grano y otras características como las descritas. México es el centro de origen del maíz, pero es solo uno de sus centros de diversificación; en Sudamérica se registra también gran variación en sus maíces (Ramírez E. *et al.* 1960; Grobman *et al.* 1961) y los que se introdujeron en Europa, Asia y África también presentan variación expresada en variantes distintas a las mexicanas (Kuleshov 1954; Brandolini 1970). Aunque el maíz es posiblemente una de las plantas con mayor riqueza de variantes, las otras especies domesticadas en México también presentan gran variación genética. Así, en la semilla de frijol común encontramos coloración castaña, negra, blanca, rojiza, amarilla, pinta, variegada y otras, con variación en el tamaño y en su forma: desde aplanada a cilíndrica y de alargada a arriñonada. Los chiles son prototípicos en su variación, la mayor parte de la cual ocurre en una sola especie, *C. annuum*, con variantes de frutos pequeños redondos (0.5 cm) muy pungentes que se encuentran silvestres en todo México, hasta cultivares tradicionales con grandes frutos puntiagudos o achatados de hasta 20 cm, con variantes dulces o pungentes que maduran en color amarillo, rojo y hasta negro. En el cuadro 18.2 se muestran los nombres comunes de los chiles reconocidos en el Sistema de Clasificación Industrial de Norteamérica; así, es fácil imaginar cuántas variantes más se encuentran en México sin ser reconocidas formalmente. Algo similar podemos decir de las calabazas, tomates, aguacates, zapotes (*Casimiroa*, *Diospyros*, *Manilkara* y *Pouteria*) y otras especies de México.

Es importante resaltar que la variación genética de las especies humanizadas no se limita a la observable en características de las semillas, frutos y otras partes de interés. Posiblemente la variación genética más importante es aquella asociada a las capacidades de estas plantas y animales para tolerar condiciones ambientales desfavorables. Por ejemplo, los suelos muchas veces presentan carencia de nutrimentos o exceso de sales que impiden o limitan el crecimiento. En algunas especies existe variación genética que confiere mejor tolerancia a condiciones de este tipo. De manera similar, encontramos variantes de cultivos con composición genética que les permite resistir o tolerar ataques de insectos o enfermedades, con lo cual se

Cuadro 18.2 Chiles reconocidos en el Sistema de Clasificación Industrial de Norteamérica

acorchado	catarina	de agua	huasteco	paprika	serrano yucateco
altamira	cayena	de árbol	húngaro	pasilla oaxaqueño	serrano
amarillento	chilaca	de cera	jalapeño chico	pasilla	soledad
amarillo	chilhuacle amarillo	de monte	jalapeño largo	perón	tabaquero
anaheim	chilhuacle negro	de onza	lengua de pájaro	pico de pájaro	tabasquero
ancho mulato	chilhuacle rojo	dulce rojo	magdalena	pico de pato	tampico
ancho rojo	chipotle mora	dulce verde	manzano	pimiento chocolate	tornachile
balín	chipotle	earl	meco	pinalteco	tres lomos
bola	chocolate	gordo jalapeño	miahuateco	piquín	tusta
california	ciruelo	gordo	miracielo	poblano	xcatic
caloro	cobanero	grande	mirasol largo	prieto	chilillo
cambray	cola de rata	guajillo no picante	mirasol	puya	chiltepín
canario	colegio	guajillo picante	mora	rayado	pimiento morrón amarillo
cardel	colorado	guajillo puya	morita	rojo	pimiento morrón rojo
caribe	cora	guajillo	morrón	San Luis Potosí	pimiento morrón
caribeño rojo	costeño	güero largo	mulato	santa fe	
carricillo	cristal	güero	negro	serrano oaxaqueño	
cascabel	cuaresmeño	habanero	pánuco	serrano veracruzano	

Basado en INEGI 2002.

Recuadro 18.3 Conservación de los teocintes mexicanos

José de Jesús Sánchez González

Desde el punto de vista evolutivo, el maíz es considerado como el descendiente domesticado de una especie tropical de teocinte. En efecto, diversos estudios basados en análisis de ADN (Matsuoka *et al.* 2002; Doebley 2004) respaldan que *Zea mays* subsp. *parviglumis* es el progenitor del maíz. La distribución del teocinte está restringida a zonas tropicales y subtropicales de México y Centroamérica, y sus diferentes especies y poblaciones muestran una gran diversidad genética y fenotípica (Sánchez G. *et al.* 1998). Los parientes silvestres del maíz, conocidos colectivamente como teocinte, están representados por especies anuales y perennes, diploides y tetraploides, las cuales generalmente se presentan como poblaciones aisladas en superficies desde una hectárea hasta varios kilómetros cuadrados. Wilkes (1967) describió cuatro razas de teocinte para México (Nabogame, Mesa Central, Chalco y Balsas) y dos para Guatemala (Guatemala y Huehuetenango), y Doebley (1990) dividió el género *Zea* en dos secciones (cuadro 1).

Con base en los antecedentes en la literatura y su comparación con lo observado en años recientes (Sánchez G. y Ordaz S. 1987; Sánchez G. *et al.* 1998), se puede mencionar lo siguiente sobre el estado de las poblaciones de teocinte en México:

- Las poblaciones de Nabogame no han sufrido modificaciones aparentes, por lo que pueden considerarse estables. Sin embargo, en los valles de Nabogame y de Guadiana, en Durango, la agricultura intensiva, la explotación forestal y la apertura de vías de comunicación ponen en riesgo la estabilidad de estas poblaciones.
- En el Valle de México las poblaciones de la raza Chalco pueden considerarse estables. Algunas poblaciones "típicas", como las de Los Reyes La Paz, del Distrito Federal, de Chalco y Amecameca han desaparecido debido al crecimiento urbano. En contraparte, varios agricultores han mencionado la aparición reciente de este teocinte en parcelas cercanas a las ciudades de Puebla y Toluca.
- Las poblaciones de la raza Mesa Central se encuentran en una situación contrastante, con cierto grado de vulnerabilidad. De acuerdo con Wilkes (1988), esta raza llegó a cubrir miles de kilómetros cuadrados en forma continua, pero en la actualidad solo se encuentra en sitios aislados, en superficies no mayores de 10 hectáreas. En lugares como Yuriria y Pátzcuaro, en Michoacán, solo se han encontrado unas cuantas plantas, mientras que en las décadas de los sesenta y setenta era muy fácil obtener grandes cantidades de semilla. La ausencia de plantas de teocinte parece estar fuertemente asociada con el abandono del cultivo de maíz. El caso opuesto ocurre en lugares como Churintzio y El Salitre, Michoacán, y en San Jerónimo, Jalisco, donde las poblaciones de teocinte son de mayor tamaño o han aparecido en mayor número de parcelas en los últimos 15 años.

reduce o evita la utilización de insecticidas y otros productos químicos. Esta diversidad genética que permite la existencia de variantes con producción satisfactoria en medios difíciles representa un enorme valor, presente y futuro, para los agricultores y para el ambiente.

Otro aspecto importante asociado a las especies humanizadas es que aún persisten parientes silvestres para muchas de las especies que fueron domesticadas en México. Cuando ciertas variantes tienen contacto humano continuo pueden experimentar un proceso de cambio genético (domesticación) que finalmente las separa de las variantes silvestres de la misma especie. Las variantes silvestres muchas veces pueden parecer muy diferentes de las cultivadas; sin embargo, generalmente conservan la posibilidad de cruzarse entre sí aunque en algunas especies se presentan limitantes y se ha encontrado que en frijol el flujo genético es mayor de las formas domesticadas a las silvestres que en sentido inverso (Papa y Gepts 2003). En el caso de México se conocen las variantes silvestres del maíz, conocidas como teocinte, las cuales se clasifican como subspecies de la misma especie del maíz (véase recuadro 18.3). No es poco común que en los campos de maíz con presencia de teocinte se encuentren híbridos en el maíz (Wilkes 1977), si bien existen mecanismos genéticos que limitan la polinización recíproca hacia el teocinte (Evans y Kermicle 2001). También se conocen algunas de las variantes silvestres de frijol (véase recuadro 18.1) y calabaza de las cuales se derivaron algunas de las variantes domesticadas. En estos casos se ha documentado que donde coexisten las variantes silvestres con las domesticadas es posible encontrar evidencia de flujo génetico entre ellas (Montes-Hernández y Eguiarte 2002; Papa y Gepts 2003; Martínez-Castillo *et al.* 2007). La semilla resultante de algunas de estas cruzas, si es sembrada en

- Las poblaciones de teocinte en la Cuenca del Balsas se han reducido pero conservan rodales importantes. Las poblaciones de la raza Balsas fueron las mayores de México (Wilkes 1988), abarcando miles de kilómetros cuadrados en áreas montañosas. Aún se pueden observar poblaciones naturales de gran tamaño, especialmente en los estados de Guerreo, Michoacán y México, pero la mayoría de ellas se han fragmentado y los rodales actuales no exceden los 10 km^2. Aparentemente, el establecimiento de praderas con zacates es uno de los factores de esta fragmentación, lo cual es más evidente en los estados de Oaxaca, Guerrero, Jalisco, México y Nayarit.

En México se conservan recolectas de semilla de teocinte en tres bancos de germoplasma: el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, con aproximadamente 250 muestras; la Universidad de Guadalajara, con 136 muestras, y el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, con cerca de 160 muestras de México y Guatemala.

Cuadro 1 Especies, subespecies y razas, y distribución por sección del género *Zea*

Especies y subespecies	Razas	Distribución
	Sección *Luxurians*	
Z. luxurians		Guatemala
Z. nicaraguensis		Nicaragua
Z. perennis		Jalisco, en particular Manantlán
Z. diploperennis		Jalisco, en particular Manantlán
	Sección *Zea*	
Z. mays subsp. *mexicana*	Chalco	Estado de México, Puebla y D.F.
	Mesa Central	Durango, Jalisco y Michoacán
	Nabogame	Nabogame (Chihuahua)
Z. mays subsp. *parviglumis*	Balsas	Guerrero, Michoacán, Jalisco, Morelos y Oaxaca
Zea mays subsp. *huehuetenangensis*	Huehuetenango	Guatemala
Z. mays subsp. *mays*		Domesticado

años siguientes, puede dar oportunidad de cruzamientos con las variantes domesticadas y en ocasiones los híbridos originales pueden llegar a ser básicamente iguales a las variantes domesticadas, pero con algunos pocos genes que provienen de las silvestres. Si bien no se ha demostrado que esta infiltración genética de las variantes silvestres haya beneficiado a las variantes domesticadas, y es común que los agricultores eliminen los híbridos que se encuentran en las poblaciones domesticadas (Montes-Hernández *et al.* 2005; Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005), como forma de mejoramiento es relevante, pues es común que las variantes silvestres sean más resistentes a insectos, enfermedades y otras condiciones ambientales desfavorables, que las domesticadas. Así, es importante el mantenimiento de los cultivares tradicionales, muchos de los cuales presentan características de adaptación y culinarias especiales y persisten en manos de agricultores, pero también el cuidado de la biodiversidad domesticada debe incluir las variantes silvestres de las que se derivó.

Algo similar puede decirse de las razas criollas de animales domésticos. Después de su introducción en el siglo XVI, los descendientes de estos animales comenzaron un proceso de cambio en su constitución genética para adaptarse a las distintas condiciones ecológicas y culturales de sus nuevos ambientes. Las numerosas razas criollas existentes a principios del siglo XX resultaron de unos 500 años de evolución bajo un nuevo ambiente de domesticación. La adaptación superior al estrés calórico de los bovinos criollos latinoamericanos ha sido estudiada para los sistemas de producción animal en las tierras tropicales (Tewolde 1997). Se ha afirmado también que la leche del ganado conocido como "criollo lechero tropical" rinde más en la producción del dulce de leche mexicano llamado "chongos", y que la industria del yoghurt está dispuesta a pagar más por su leche que por la de hatos de origen europeo (De Alba 1997). También ha sido descrito el bovino criollo de la mixteca, presente en Oaxaca, Puebla y Guerrero, con gran resistencia física, adaptabilidad y cuernos de tamaño y forma apropiados para el rodeo deportivo de Estados Unidos, lo que ha despertado gran interés para exportarlos para esta actividad recreativa (Méndez-Mendoza *et al.* 2002). De igual forma, una buena parte del ganado caprino, ovino y equino mexicano sigue siendo criollo (Medrano 2000). Aunque ha sido difícil estudiar sistemáticamente el ganado criollo (De Alba 1997) y en el último siglo de manera oficial solo –erróneamente– se ha promovido su encaste con ganado importado, el potencial del ganado criollo debe ser valorado y requiere atención y conservación.

18.7 Dispersión de la biodiversidad humanizada

La dispersión de especies de importancia económica ha sido una constante a lo largo de la historia en todo el mundo. Como ya ha sido mencionado, existen evidencias de que algunas especies domesticadas en México se originaron y comenzaron su humanización en Sudamérica. Otras especies ya habían sido domesticadas en esa parte del continente antes de su introducción en tiempos prehispánicos a México. Sin embargo, aunque no hay duda de que hubo dispersiones de especies útiles antes de la conquista, la evidencia no es concluyente en muchas especies. Después de la llegada de los españoles el intercambio de especies fue muy intenso, y muchas especies mexicanas fueron llevadas a Europa y otras se trajeron de Europa y Asia. Aquí se revisará sólo la dispersión de especies ya domesticadas.

El perro es la única especie animal domesticada que se encontraba distribuida en Eurasia y América antes del siglo XV. Se ha supuesto que los perros americanos fueron domesticados de los lobos, dado que la evidencia arqueológica de humanos en América data de 12 000 a 14 000 años a.p. y antecede a la de los perros, con registros de 9 000 a 10 000 años a.p. Sin embargo, se sabe que los perros fueron derivados del lobo gris y que todos son de origen asiático (Savolainen *et al.* 2002). En efecto, se ha demostrado que los perros americanos arqueológicos y existentes actualmente, en particular el xoloitzcuintli o perro pelón mexicano, tienen su origen en los lobos grises asiáticos y no en los lobos americanos (Vilà *et al.* 1997; Vilà *et al.* 1999). Aparentemente, los perros introducidos no se cruzaron (o muy poco) con los lobos americanos, lo cual sí es relativamente común en Europa (Vilà *et al.* 1997). Sin embargo, existen descripciones de ejemplares arqueológicos con caracteres de perros y lobos, que aparentemente tenían un significado religioso especial, relacionado con el ciclo diario del Sol; un ejemplar de este tipo fue encontrado como ofrenda junto a la Coyolxauhqui en el Centro Histórico de la ciudad de México (Valadez A. *et al.* 2001). Así, todo indica que los primeros pobladores de América trajeron consigo perros domesticados como un elemento de su cultura (Vilà *et al.* 1997). Una vez que llegaron los europeos a América los perros locales fueron reemplazados extensamente por las nuevas introducciones, ya sea cruzándose hasta desaparecer o siendo eliminados como parte del reemplazo de las tradiciones nativas. Aparentemente por su valor religioso, los xoloitzcuintli fueron ocultados y se evitó que los que

sobrevivieron se cruzaran con los perros introducidos (Valadez A. 1995; Vilà *et al.* 1997). Los estudios genéticos del xoloitzcuintli indican que la población fundadora de los perros criollos fue grande y genéticamente diversa. Es posible que hubiera cuando menos cuatro razas de perros en tiempos prehispánicos y posiblemente cruzas entre perros y lobos (Valadez A. 1995; Valadez A. *et al.* 2001). Además del xoloitzcuintle, se ha caracterizado el tlalchichi o perro de patas cortas, el perro maya conocido como malix o callejero en Yucatán y el itzcuintli o perro "común" mesoamericano; algunas de estas razas persisten en México (Valadez A. 1995; Valadez A. *et al.* 1999).

Junto con el perro, los primeros pobladores trajeron consigo el bule o guaje (*Lagenaria siceraria*) cuando migraron a América (Erickson *et al.* 2005). El bule es la única especie vegetal domesticada que se cultivaba en el Viejo y el Nuevo Mundos antes del descubrimiento de América. Esta especie es nativa de África y ya se encontraba en Asia hace unos 8 000 a 9 000 años. Por mucho tiempo se pensó que posiblemente su dispersión de África a América se había dado mediante frutos que llegaron flotando por el mar. Sin embargo, al comparar genéticamente restos arqueológicos americanos con ejemplares africanos y asiáticos se ha determinado que el origen del bule americano es asiático (Erickson *et al.* 2005).

Otro caso interesante es el cocotero (*Cocos nucifera*), especie monotípica muy importante pero ausente en México en tiempos prehispánicos. El análisis filogenético y fitogeográfico de la tribu Cocoeae indica el origen biológico del cocotero en Sudamérica y su dispersión marina eocénica a África y Asia (Gunn 2004). Así, la domesticación del cocotero probablemente ocurrió en Melanesia, de donde se dispersó hasta tener una distribución pantropical. El cocotero ya se encontraba en la costa oeste de Costa Rica, Panamá y Colombia antes del siglo XVI, aunque espontáneo. En el siglo XVI el cocotero fue introducido por los españoles de Panamá a la costa del Pacífico de México y de las Islas Cabo Verde a la costa del Golfo; posteriormente se hicieron otras introducciones de las Islas Salomón y de Filipinas (Zizumbo-Villarreal 1996).

Existe un conjunto de especies que ya estaban domesticadas cuando por difusión cultural se introdujeron a México antes de la conquista (Heiser 1965). Posiblemente el caso más claro es el de la yuca o casava (*Manihot esculenta*). La yuca se cultivaba en México antes del siglo XVI y se ha documentado su presencia hacia 4 600 años a.p. en la costa de Tabasco (Pope *et al.* 2001). Aunque se ha propuesto que la especie tuvo dos centros de domesticación, uno en Mesoamérica y otro en Brasil (Renvoize 1972), actualmente se tiende a aceptar sólo el centro sudamericano por la presencia en esa región de variantes silvestres emparentadas y la mayor diversidad específica y genética (Roa *et al.* 1997; Olsen y Schaal 1999). También hay especies silvestres del género en México y una de ellas es particularmente similar en su morfología a la yuca domesticada, pero es distante desde el punto de vista genético (Allem 2002). Por otro lado, en Sudamérica se encuentran variantes domesticadas amargas y dulces cuando en México solo existen dulces. Es posible que esta especie haya sido introducida cuando en México ya se contaba con otras especies domesticadas, pues la yuca nunca ha sido muy importante en este país, quizá por la presencia dominante del maíz como principal fuente de carbohidratos. La piña y el achiote son casos complicados y aún no completamente resueltos. El centro de diversidad de la piña es Guyana y Brasil (Duval *et al.* 2001), pero hay evidencia de presencia prehispánica en México y en las Antillas, donde fue encontrada por Colón. No se cuenta con evidencia arqueológica o botánica de piñas en México (Ford 1984). El achiote (*Bixa orellana*) se utiliza de manera tradicional en México, incluyendo descripciones de uso prehispánico en una bebida con cacao, pero es un género nativo de Brasil donde además de condimento ha sido utilizado como tinte corporal (Ford 1984).

Un posible caso de dispersión y retorno prehispánicos, con efectos positivos en la diversidad local, lo presenta el maíz. Aunque originario de México, el maíz era común en Sudamérica en tiempos prehispánicos donde, como reacción a patrones de selección cultural diferentes, se diversificó en un conjunto de razas distintas a las mexicanas (Ramírez *et al.* 1960; Grant *et al.* 1963). Incluso, razas de maíz mexicanas descritas a mediados del siglo XX fueron aparentemente introducidas de Sudamérica antes de la llegada de los españoles (Wellhausen *et al.* 1951). Este parece ser el caso del cacahuacintle, raza aún presente en los estados de México, Tlaxcala y Puebla. El cacahuacintle es prácticamente idéntico al sapor de Guatemala y este a su vez a ciertas razas de Colombia, donde los maíces de grano grande y harinoso tienen su centro de diversidad (Wellhausen *et al.* 1951). Además, es posible que la raza cónico, predominante en el altiplano central, haya resultado de hibridizaciones del cacahuacintle con palomero toluqueño, una raza indígena antigua de México (Wellhausen *et al.* 1951). El maíz de la raza harinoso de ocho, del occidente de México, el olotón, común en Los Altos de Chiapas, y el maíz dulce también parecen tener orígenes sudamericanos. Así, es posible que maíces mexicanos se introdujeran a Sudamérica, donde

se diversificaron y retornaron a México como nuevas razas que incrementaron la diversidad local, promoviendo la evolución del maíz mexicano.

Desde el siglo XV el intercambio de especies entre los continentes se intensificó y no solo se llevó un conjunto de especies mexicanas a otros continentes, también se introdujeron muchas especies que se adoptaron, adaptaron y diversificaron ampliamente en el país. Aunque un buen número de especies vegetales fueron introducidas, las especies animales causaron mayores cambios en México. Desde el primer viaje de Colón en 1492 se dejaron algunas semillas de especies europeas en La Española, ahora Haití y República Dominicana, y en los siguientes viajes Colón dejó semillas y propágulos de trigo, garbanzo, melón, cebolla, col, rábano, uva, caña de azúcar, frutales de hueso, como durazno y ciruelo, y cítricos (Crosby 1972). El clima cálido húmedo era inadecuado para muchas especies, pero algunas, como la caña de azúcar, ciertas verduras y cítricos, sí prosperaron. La caña de azúcar sustentó una de las primeras agroindustrias a gran escala en varias regiones de América. Los plátanos fueron también introducciones tempranas, sin problemas de adaptación y adoptados ampliamente. Otras especies requirieron esperar la colonización del altiplano mexicano y peruano para prosperar en tierras americanas. Dado que los españoles preferían su alimentación basada en trigo y otras especies mediterráneas, continuaron con la introducción y dispersión de las especies europeas durante la colonización, hasta que fueron encontrando ambientes adecuados para su establecimiento en México y en el resto de América. No todas las especies vegetales introducidas en América fueron traídas intencionalmente, como algunos zacates y tréboles pero la mayoría de las especies no alimentarias cruzó el Atlántico accidentalmente (Crosby 1972). Algunas de estas especies adventicias han llegado a naturalizarse muy ampliamente en América.

Los indígenas posiblemente encontraron las especies vegetales introducidas poco interesantes dado que disponían de un amplio repertorio y, por ejemplo, el trigo no presentaba ventajas sobre el maíz. Sin embargo, el trigo, la cebolla, el ajo y otras especies han llegado a ser consumidas en México como si fuesen nativas. El café africano se convirtió en el principal producto agrícola de exportación y del mango asiático aparecieron variantes en México desconocidas en su centro de origen, como los mangos manila, piña y ataulfo. En la actualidad, muchas de las especies originarias de México continúan siendo muy importantes en la agricultura del país, pero también se depende en gran medida de especies introducidas. Se ha estimado que la contribución de las especies introducidas representa entre 45% y 59% de las calorías de origen vegetal consumidas por la población mexicana (Palacios 1998). En el apéndice 18.3 se presentan las especies con mayor superficie sembrada en México para 1991, última fecha disponible con estadísticas detalladas. Solo tres especies se siembran en más que un millón de hectáreas, el maíz (más de ocho millones de hectáreas) y frijol (casi tres millones de hectáreas) continúan siendo las especies más importantes en el país, y seguramente lo han sido por más de un milenio.

Posiblemente las introducciones de biota humanizada más importantes realizadas por los españoles fueron las especies animales domesticadas, en particular caballos, bovinos, asnos, cerdos, borregos, cabras, perros y gallinas (Crosby 1972). Como se describió anteriormente, en México existían solo unas cuantas especies animales domesticadas cuando arribaron los españoles, lo cual permitió que las especies domesticadas introducidas encontraran diversos ambientes y funciones disponibles para su expansión y reproducción. Hay testimonios sobre cerdos que pocos años después de su introducción, hacia 1514 en Cuba, formaron piaras cimarronas, viviendo en libertad y reproduciéndose en grandes números (Crosby 1972). Aunque los caballos fueron más difíciles de introducir en América, porque muchos murieron cruzando el Atlántico, para 1501 ya había unos 20 o 30 en La Española. Los caballos fueron de gran importancia para los españoles en la conquista de México, y en ocasiones también se volvieron cimarrones. Hacia 1550 la cantidad de ganado bovino era suficiente para comercializarse en la ciudad de México, y este ganado contribuyó con abundante carne y fuerza de tiro para el desarrollo de la minería. Los cueros de bovinos fueron, junto con el azúcar de caña, uno de los principales productos de exportación a Europa en el siglo XVI. Los animales pequeños, como las gallinas, fueron adoptados más rápidamente que el ganado mayor por los indígenas de México. Los perros que trajeron los españoles eran de mayor tamaño y agresividad que los criollos. Al final, los indígenas también se hicieron de caballos, bovinos y otros tipos de ganado, los cuales representaron una adición importante a sus recursos, aunque luego su expansión alteró la vegetación nativa.

Desde el primer viaje de Colón a América comenzó la dispersión de especies humanizadas del Nuevo al Viejo Mundo. De las Antillas se hizo la primera introducción de maíz a España, donde se ha sembrado desde 1493. Sin embargo, la presencia de un conjunto de razas de maíz en

Europa, según registros del siglo XVI, sugiere que gran parte de las introducciones exitosas de este cultivo consistieron de variantes mexicanas, a pesar de que también se conoce maíz de Perú llevado a comunidades vascas (Sauer 1993). Para 1561 ya se tienen claras referencias del cultivo del maíz en Mozambique, seguramente llevado por caravanas árabes, y para 1543 los españoles estaban sembrando maíz mexicano en Filipinas. El frijol, los chiles y algunas calabazas se encontraban en Europa cuando menos desde mediados del siglo XVI. El chile, en particular, fue adoptado con gran entusiasmo y para mediados del siglo XVI era cultivado en abundancia en muchos jardines de España, ya que fue reconocido como más versátil que la pimienta negra, una de las especias que motivaron los viajes de Colón (Sauer 1993), y fue adoptado en la cocina asiática al punto de convertirse en indispensable. En Europa se desarrollaron variantes de frijol ejotero (*P. vulgaris*) menos fibrosas que las conocidas en México, al igual que variantes ejoteras de ayocote (*P. coccineus*), forma de consumo prácticamente inédita para esta especie en México pero importante en Europa. El algodón, el aguacate y el jitomate tuvieron historias contrastantes (Sauer 1993). Aunque el aguacate fue fácil de difundir, dado que su semilla permanece viable el tiempo suficiente para cruzar el Atlántico, sólo en las Canarias se pudo establecer tempranamente, quizá porque esas introducciones iniciales correspondían a variantes de tierras bajas (*Persea americana* subsp. *americana*), y solo recientemente se ha ampliado su difusión. El algodón americano, que sorprendió a los europeos por su mayor fineza y longitud de fibra, fue llevado pronto a las Filipinas por los españoles. Sin embargo, el algodón requirió la invención de la despepitadora mecánica, a finales del siglo XVIII, para extender su difusión y aumentó en importancia de menos de 5% de las fibras textiles del mundo a más de 75% en el siguiente siglo. El jitomate apareció en el registro de herbarios desde mediados del siglo XVI y una variante amarilla fue registrada en Italia en 1554. Sin embargo, al principio el jitomate era solo una curiosidad pues hasta el siglo XVII aún se consideraba peligroso en el norte de Europa, o propio para una poción de amor, y es hasta finales del siglo XVII que se comenzó a cultivar y se consumió en abundancia en la Península Ibérica y en Italia (Sauer 1993). Aunque el cacao y la vainilla fueron domesticados en México, la producción mexicana actual es ínfima en comparación con la de África, Madagascar y Asia (FAO 2008).

El trasiego de plantas y animales ha continuado, y aunque México nunca ha contado con una dependencia oficial dedicada a la introducción sistemática de especies útiles, en este país existe gran parte de las especies de importancia económica del resto del mundo. Sin embargo, aún existen especies importantes, particularmente en Asia y África, que solo han sido introducidas y difundidas de manera rudimentaria y otras que simplemente son desconocidas en este país, por lo que el proceso de introducción de especies útiles a México aún no ha terminado. Recientemente la salida e introducción de especies y variantes útiles se ha restringido en el mundo como medida de muchos países para proteger sus recursos genéticos. Algunos países más desarrollados han abusado de patentes para controlar el comercio de germoplasma originario de países subdesarrollados. Así, ciertas empresas han privatizado germoplasma originado en otras partes del mundo sin compartir los beneficios económicos con quienes actualmente integran el contexto cultural donde dicho germoplasma se domesticó y diversificó en cultivares tradicionales, y donde se conservó en evolución hasta ser extraído, depurado y convertido en cultivares patentados. Aún es incierto qué tanto un país como México, con una gran cantidad de especies domesticadas y cultivares tradicionales, así como con innumerables especies espontáneas con distinto grado de humanización y utilidad diversa en el país, se beneficia con este tipo de restricciones. La historia de la agricultura, incluida la mexicana, muestra numerosos ejemplos de beneficios directos a los agricultores derivados del intercambio de especies y variantes. Uno de los principales debates sociales faltantes, que requiere realizarse no solo entre académicos y políticos, sino también con aquellos para quienes las plantas constituyen un recurso vital, es si conviene limitar el intercambio de material genético y adoptar la tendencia de privatización de recursos genéticos de los países desarrollados.

18.8 Potencial de la biodiversidad mexicana humanizada

Se ha calculado que en Mesoamérica se utilizan entre 5 000 y 7 000 especies de plantas (Casas *et al.* 2007). Sin embargo, persiste la necesidad de un estudio detallado sobre el número de especies humanizadas en México. Dentro de la biodiversidad humanizada espontánea es posible que las especies medicinales representen el grupo más amplio y con mayor potencial económico en el futuro. La fitomedicina tradicional en México es muy extensa. El conocimiento tradicional indígena sobre el uso

de plantas medicinales comprende, invariablemente, decenas o cientos de especies en cada región o grupo étnico (Instituto Nacional Indigenista 1994). En una revisión reciente (Zolla *et al.* 1994) se registran 406 especies de plantas y nueve de hongos utilizadas por diversos grupos indígenas mexicanos. No es raro encontrar curanderos que conocen y utilizan más de cien especies de plantas y animales, y en casi todos los hogares rurales es posible encontrar un miembro de la familia que conoce algunas decenas de plantas medicinales. Aunque se han dado importantes avances en las últimas dos décadas, profundizar en el conocimiento indígena de muchas de estas especies para fines medicinales es posiblemente una de las grandes tareas académicas pendientes que continúan requiriendo la mayor atención (Lozoya y Lozoya 1982).

Un buen número de las especies ornamentales nativas de México, como las dalias (*Dahlia* spp.) y el cempasúchil (*Tagetes erecta*), cultivados en México desde tiempos precolombinos, la nochebuena (*Euphorbia pulcherrima*) y otras han sido objetos de selección fitotécnica en otras partes del mundo. Las variantes de nochebuena y de dalias actualmente utilizadas en México provienen, en su gran mayoría, de Estados Unidos y Europa. Es frecuente encontrar viveros en Europa y Estados Unidos que ofrecen cientos de especies de cactáceas mexicanas, cuando en México continúan los problemas para impedir la exportación ilegal de estas especies y para generar una oferta significativa de ellas en los mercados formales. Aunque para algunas de estas especies el país difícilmente podría ser competitivo en el corto plazo, existe aún un gran potencial para las orquidáceas, bromeliáceas, cactáceas y otro buen número de grupos. Algo similar puede decirse de las especies forestales y de las plantas forrajeras de zonas áridas, particularmente de los zacates del género *Bouteloua*.

18.9 Grupos étnicos y biodiversidad

Un aspecto que debe ser resaltado es la estrecha relación entre las culturas indígenas de México y la biodiversidad humanizada. Los estudiosos de las plantas domesticadas han comentado reiteradamente sobre la diversidad de variantes que los distintos grupos étnicos prefieren, o cultivan, de una misma especie (Anderson 1947; Hernández Xolocotzi 1971). Esto es, diferentes grupos étnicos mantienen preferencias particulares sobre distintas variantes de maíces, frijoles, chiles y otras especies que cultivan y, por tanto, una parte significativa de la biodiversidad humanizada está asociada a estos grupos étnicos. Dado que esto ha sido, en gran medida, evidente en sí mismo, no se han realizado suficientes estudios controlados que lo demuestren. Recientemente se han estudiado las variantes de maíz asociadas a los tzotziles de Chamula y los tzeltales de Oxchuc (Perales *et al.* 2005), quienes ocupan ambientes similares en Chiapas, y se encontró que el factor cultural predomina sobre el germoplasma. Esto es, los maíces cultivados por los tzotziles y los tzeltales son distintos y ello depende de las relaciones internas o preferencias de los grupos étnicos y no sólo de la adaptación al ambiente de los maíces. Este estudio luego se amplió para comparar los grupos mestizos e indígenas del estado de Chiapas (Brush y Perales 2007). Si bien en esta comparación el ambiente parece ser el principal determinante de la distribución de los tipos de maíz sembrados, se encontraron diferencias en el manejo de las semillas dependiendo del grupo cultural. La relación entre los grupos indígenas de México y los maíces que cultivan sugiere que son ellos quienes mantienen variantes de la mayoría de las razas de maíz conocidas en el país. Aunque este tipo de acercamiento no se ha realizado para otras especies, es posible pensar que gran parte de la biodiversidad humanizada en México se encuentra en manos de los grupos étnicos, igual que para la biodiversidad en general (Toledo 2000). La relación entre culturas y biodiversidad no puede ser soslayada, y pretender conservar la biodiversidad humanizada sin propiciar condiciones de desarrollo para las culturas indígenas puede ser poco efectivo. Esta realidad todavía no ha sido cabalmente reconocida, lo cual ha impedido su potenciación.

18.10 Conclusiones

México depende de su biodiversidad humanizada para su bienestar y desarrollo. El país es uno de los centros de origen y diversificación más importantes del mundo en biota humanizada. La biodiversidad humanizada de México es de repercusión estratégica no sólo para el país sino para toda la humanidad. Es notable que una parte significativa de las especies que fueron importantes para los pobladores precolombinos continúe siendo imprescindible para México. Actualmente, las especies domesticadas en nuestro país aportan alrededor de la mitad de los alimentos que consumimos. Es vital atender la biodiversidad humanizada de México para poder colocar al país con una oferta estratégica y específica de nichos de mercado no solo competitivos sino únicos. Sin embargo, no se debe soslayar que buena parte de las necesidades nacionales son actual-

mente cubiertas con especies introducidas, por lo que obstaculizar el intercambio de recursos genéticos puede ser una opción poco sensata. Sin atender a los curadores de la biodiversidad humanizada, mayoritariamente poblaciones indígenas, es imposible asegurar su conservación a largo plazo. Si las políticas públicas pierden de vista lo anterior, ello posiblemente implicará la disminución de la riqueza genética y, por tanto, del patrimonio futuro.

Agradecimientos

Apreciamos las sugerencias de los doctores Patricia Colunga-GarcíaMarín, Takeo Ángel Kato Yamakake y Stephen B. Brush, y la revisión de nomenclatura botánica y zoológica de Eduardo Naranjo, Guillermo Martínez de la Vega y José D. García Pérez.

Apéndice 18.1 Especies vegetales y animales presentes en las cuevas de Tehuacán, Puebla, y Guilá Naquitz, Oaxaca

Especie	Familia	Nombre común	Presente en	
			Tehuacán	Guilá Naquitz
Vegetales				
Acacia sericea	Fabaceae	Guaje blanco	Sí	No
Acacia sp.	Fabaceae	Guaje	Sí	Sí
Acrocomia aculeata	Palmaceae	Coyol	Sí	No
Aeschynomene sp.	Fabaceae		No	Sí
Agave cf. *ghiesbrechtii*	Amaryllidaceae	Maguey	Sí	No
Agave cf. *karwinskii*	Amaryllidaceae	Maguey	Sí	No
Agave cf. *kerchovei*	Amaryllidaceae	Rabo de león	Sí	No
Agave spp.	Amaryllidaceae	Maguey	Sí	Sí
Allium sp.	Liliaceae		No	Sí
Amaranthus cf. *cruentus*	Amaranthaceae	Quelite	Sí	No
Amaranthus cf. *leucocarpus*	Amaranthaceae	Alegría, quelite	Sí	No
Apodanthera buraeavi	Cucurbitaceae	Melón coyote	Sí	No
Apodanthera sp.	Cucurbitaceae	Melón coyote		Sí
Arachis hypogaea	Fabaceae	Cacahuate	Sí	No
Beaucarnea gracilis	Nolinaceae	Sotolín	Sí	No
Brahea dulcis	Palmaceae	Palma	Sí	No
Caesalpinia velutina	Fabaceae	Guaje	Sí	No
Canavalia sp.	Fabaceae	Frijolón	Sí	No
Capsicum annuum	Solanaceae	Chile	Sí	Sí
Cardiospermum sp.	Sapindaceae	Tronadora	No	Sí
Casimiroa edulis	Rutaceae	Zapote blanco	Sí	No
Ceiba parvifolia	Bombacaceae	Pochote	Sí	No
Celtis sp.	Ulmaceae	Granjeno	No	Sí
Cephalocereus columna-trajani	Cactaceae	Tetecho	Sí	No
Chloris virgata	Poaceae	Zacate	Sí	No
Cissus sp.	Vitaceae		Sí	No
Condalia mexicana	Ramnaceae	Granjeno	Sí	No
Crescentia cujete	Bignoniaceae	Cuatecomate	Sí	No

Apéndice 18.1 [*continúa*]

Especie	Familia	Nombre común	Presente en	
			Tehuacán	Guilá Naquitz
Cucurbita argyrosperma (identificada como *C. mixta*)	Cucurbitaceae	Ayote	Sí	No
Cucurbita moschata	Cucurbitaceae	Calabaza amarilla	Sí	No
Cucurbita pepo	Cucurbitaceae	Calabaza	Sí	Sí
Cucurbita spp.	Cucurbitaceae	Calabaza silvestre	Sí	No
Cyrtocarpa procera	Anacardiaceae	Chupandilla	Sí	No
Dalea sp.	Fabaceae		No	Sí
Dioon edule	Cycadaceae	Chamal, palmilla	Sí	No
Dioscorea sp.	Dioscoreaceae	Ñame	Sí	No
Diospyros digyna	Ebenaceae	Zapote negro	Sí	No
Echinocactus platyacanthus	Cactaceae	Biznaga	Sí	No
Escontria chiotilla	Cactaceae	Jiotilla	Sí	No
Gossypium hirsutum	Malvaceae	Algodón	Sí	No
Gossypium sp.	Malvaceae	Algodón		Sí
Hechtia sp.	Bromeliaceae	Guapilla	Sí	Sí
Heteropogon contortus	Poaceae	Zacate	Sí	No
Jatropha dioica	Euphorbiaceae	Piñoncillo	No	Sí
Jatropha neopauciflora	Euphorbiaceae	Piñoncillo	Sí	No
Jatropha sp.	Euphorbiaceae	Piñoncillo	Sí	No
Lagenaria siceraria	Cucurbitaceae	Guaje, bule	Sí	Sí
Lemaireocereus hollianus	Cactaceae		Sí	No
Leucaena esculenta	Fabaceae	Guaje	Sí	No
Leucaena pueblana	Fabaceae	Guaje	Sí	No
Leucaena sp.	Fabaceae	Guaje		Sí
Malpighia sp.	Malphighiaceae	Acerola	Sí	Sí
Mammillaria sp.	Cactaceae	Biznaga	Sí	No
Mimosa sp.	Fabaceae		Sí	No
Mirabilis sp.	Nyctaginaceae	Maravilla	No	Sí
Myrtillocactus geometrizans	Cactaceae	Garambullo	Sí	No
N.d.	Asteraceae		Sí	No
Opuntia sp.	Cactaceae	Nopal, tuna	Sí	Sí
Pachycereus weberi	Cactaceae	Cardón	Sí	No
Persea americana var. *drymifolia*	Lauraceae	Aguacate	Sí	Sí
Phaseolus acutifolius var. *acutifolius*	Fabaceae	Tépari	Sí	No
Phaseolus coccineus	Fabaceae	Ayocote	Sí	No
Phaseolus lunatu.	Fabaceae	Ibes	Sí	No
Phaseolus sp.	Fabaceae	Frijol silvestre		Sí
Phaseolus vulgaris	Fabaceae	Frijol	Sí	Sí
Physalis sp.	Solanaceae	Tomate	Sí	No
Pinus sp.	Pinaceae	Piñón	No	Sí

Apéndice 18.1 [*continúa*]

Especie	Familia	Nombre común	Presente en	
			Tehuacán	Guilá Naquitz
Plumeria rubra var. *acutifolia*	Apocynaceae	Cacalosúchil	Sí	No
Prosopis juliflora	Fabaceae	Mesquite	Sí	Sí
Psidium guajava	Myrtaceae	Guayaba	Sí	No
Quercus sp.	Fagaceae	Encino, roble	Sí	Sí
Randia sp.	Rubiaceae	Mora	No	Sí
Selaginella sp.	Selaginellaceae	Helecho	Sí	No
Setaria cf. *macrostachya*	Poaceae	Zacate	Sí	No
Sideroxylon cf. *tempisque*	Sapotaceae	Cosahuico	Sí	No
Spondias mombin	Anacardiaceae	Ciruela	Sí	No
Sideroxylon persimile	Sapotaceae	Tempesquistle	Sí	No
Stenocereus pruinosus	Cactaceae	Pitaya		Sí
Stenocereus stellatus	Cactaceae	Xoconostle	Sí	No
Thevetia peruviana	Apocynaceae	Venenillo	Sí	No
Thevetia sp.	Apocynaceae		No	Sí
Tillandsia dasyliriifolia	Bromeliaceae	Soluchil	Sí	No
Tillandsia spp.	Bromeliaceae		Sí	Sí
Tillandsia usneoides	Bromeliaceae	Paxtle	Sí	Sí
Trichloris pluriflora	Poaceae	Zacate	Sí	No
Typha sp.	Typhaceae		No	Sí
Yucca periculosa	Agavaceae	Izote	Sí	No
Zea mays	Poaceae	Maíz	Sí	Sí
Ziziphus pedunculata	Ramnaceae	Cholulo	Sí	No
		Animales		
Ameiva undulata	Teiidae	Lagartija	Sí	No
Anas cyanoptera	Anatidae	Pato canelo, cerceta	Sí	No
Antilocapra americana	Antilocapridae	Berrendo (extinto)	Sí	No
Artibeus sp.	Phyllostomidae	Murciélago	Sí	No
Baiomys musculus	Muridae	Ratón pigmeo	Sí	No
Bassariscus astutus	Procyonidae	Cacomixtle	Sí	No
Buteo cf. *jamaicensis*	Accipitridae	Halcón cola roja	No	Sí
Canis lupus subsp. *familiaris*	Canidae	Perro	Sí	No
Canis latrans	Canidae	Coyote	Sí	No
Caprimulgus ridgwayi	Caprimulgidae	Lechuza	Sí	No
Charadrius vociferus	Charadriidae	Chichicuilote	Sí	No
Chordeiles acutipennis	Caprimulgidae	Lechuza	Sí	No
Cnemidophorus sp.	Teiidae	Huico, lagartilla	No	Posiblemente
Colinus virginianus	Phasianidae	Codorniz	Sí	Sí
Conepatus mesoleucus	Mustelidae	Zorrillo	Sí	No
Conirostrum passerina	Columbidae	Paloma canela	Sí	Posiblemente
Corvus corax	Corvidae	Cacalote	Sí	No

Apéndice 18.1 [*concluye*]

Especie	Familia	Nombre común	Presente en	
			Tehuacán	Guilá Naquitz
Cratogeomys sp.	Geomydiae	Tuza	Sí	No
Ctenosaura pectinata	Iguanidae	Iguana negra	Sí	No
Desconocida		Zorro (extinto)	Sí	No
Desconocida	Kinosternidae	Tortuga (¿extinta?)	Sí	No
Didelphis virginiana	Didelphidae	Tlacuache	Sí	No
Dipodomys phillipsii	Heteromyidae	Ratón canguro	Sí	No
Eptesicus fuscus	Vespertilionidae	Murciélago	Sí	No
Equus sp.	Equidae	Caballo (extinto)	Sí	No
Heterogeomys sp.	Geomydiae	Tuza	Sí	No
Iguana iguana	Iguanidae	Iguana verde	Sí	No
Kinosternon integrum	Kinosternidae	Tortuga	Sí	Sí
Lepus callotis	Leporidae	Liebre	Sí	No
Lepus sp.	Leporidae	Liebre	Sí	No
Liomys irroratus	Heteromyidae	Ratón de bolsas espinoso	Sí	No
Lynx rufus	Felidae	Gato montés	Sí	No
Marmosa canescens	Didelphidae	Ratón tlacuache	Sí	No
Meleagris gallopavo	Meleagridae	Guajolote	Sí	No
Mephitis macroura	Mustelidae	Zorrillo rayado	Sí	No
Neotoma mexicana	Muridae	Rata magueyera	Sí	Posiblemente
Neotoma spp.	Muridae	Rata	Sí	No
Odocoileus virginianus	Cervidae	Venado cola blanca	Sí	Sí
Patagioenas fasciata	Columbidae	Paloma de collar	No	Sí
Pecari tajacu	Tayassuidae	Jabalí de collar	Sí	Sí
Peromyscus melanophrys	Muridae	Ratón de campo	Sí	No
Peromyscus spp.	Muridae	Ratón de campo	Sí	No
Procyon lotor	Procyonidae	Mapache	Sí	Sí
Puma concolor	Felidae	Puma	Sí	No
Reithrodontomys fulvescens	Muridae	Ratón de campo	Sí	No
Sceloporus sp.	Phrynosomatidae	Lagartija de collar	No	Posiblemente
Sigmodon hispidus	Muridae	Rata algodonera	Sí	No
Spilogate putorius	Mustelidae	Zorrillo manchado	Sí	No
Sylvilagus audubonii	Leporidae	Conejo chiquito	Sí	No
Sylvilagus cunicularius	Leporidae	Conejo grande	Sí	Sí
Sylvilagus floridanus connectens	Leporidae	Conejo	No	Sí
Sylvilagus spp.	Leporidae	Conejo	Sí	No
Tyto alba	Tytonidae	Tecolote grande	Sí	Sí
Urocyon cinereoargenteus	Canidae	Zorro gris	Sí	No
Zenaida asiatica	Columbidae	Paloma de alas blancas	Sí	No
Zenaida macroura	Columbidae	Paloma huilota	No	Sí

Fuente: para Tehuacán, Puebla, Flannery 1967, Smith 1967; para Guilá Naquitz, Oaxaca, Flannery y Wheeler 1986, Smith 1986.

Apéndice 18.2 Especies vegetales humanizadas en mayor o menor grado en México y que siguen siendo utilizadas

Especie	Nombre común	Familia	Distribución natural	Uso principal
Acrocomia aculeata	Coyol	Arecaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Aechmea magdalenae	Pita	Bromeliaceae	Mesoamérica y N de Sudamérica	Fibra
Agave angustifolia	Maguey mezcalero	Agavaceae	Mesoamérica y N de México	Bebida
Agave asperrima	Maguey cenizo	Agavaceae	Mesoamérica	Bebida
Agave atrovirens	Maguey	Agavaceae	Mesoamérica	Bebida
Agave fourcroydes	Henequén	Agavaceae	Mesoamérica	Fibra
Agave latissima	Maguey	Agavaceae	Mesoamérica	Bebida
Agave lechuguilla	Lechuguilla	Agavaceae	Norte de México y S de EUA	Fibra
Agave mapisaga	Maguey pulquero	Agavaceae	Mesoamérica	Bebida
Agave potatorum	Maguey mezcalero	Agavaceae	Mesoamérica	Bebida
Agave salmiana	Maguey pulquero	Agavaceae	Mesoamérica y N de México	Bebida
Agave sisalana	Sisal	Agavaceae	Mesoamérica	Fibra
Agave spp.	Agave	Agavaceae	Mesoamérica	Fibra
Agave tequilana	Maguey tequilero	Agavaceae	Mesoamérica	Bebida
Agave weberi	Maguey mezcalero	Agavaceae	Mesoamérica	Bebida
Amaranthus cruentus	Quelite	Amaranthaceae	Mesoamérica	Alimento
Amaranthus hypochondriacus	Alegría	Amaranthaceae	Mesoamérica	Alimento
Amaranthus spp.	Quelite	Amaranthaceae	Mesoamérica	Alimento
Annona diversifolia	Ilama	Annonaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Annona glabra	Anona	Annonaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Annona purpurea	Anona	Annonaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Annona reticulata	Anona	Annonaceae	Mesoamérica	Alimento
Bixa orellana	Achiote	Bixaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Condimento
Bomarea edulis	Coyolxóchitl	Alstroemeriaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Bromelia karatas	Piñuela	Bromeliaceae	Mesoamérica y N de Sudamérica	Alimento
Bromelia pinguin	Piñuela	Bromeliaceae	Mesoamérica y N de Sudamérica	Alimento
Bromelia spp.	Bromelia	Bromeliaceae	Mesoamérica	Fibra
Brosimum alicastrum	Ramón	Moraceae	Mesoamérica y Sudamérica	Forraje
Byrsonima crassifolia	Nanche	Malpighiaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Canavalia ensiformis	Frijolón	Fabaceae	Probablemente Mesoamérica	Abono verde
Capsicum annuum var. *annuum*	Chile	Solanaceae	Mesoamérica	Condimento
Capsicum annuum var. *glabriusculum*	Chile de monte	Solanaceae	Mesoamérica, Norteamérica, Sudamérica	Condimento
Capsicum frutescens	Chile de árbol	Solanaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Condimento
Carica papaya	Papaya	Caricaceae	Mesoamérica, Caribe y Sudamérica	Alimento

Apéndice 18.2 [*continúa*]

Especie	Nombre común	Familia	Distribución natural	Uso principal
Carya illinoinensis	Nuez	Juglandaceae	Norte de México y SE de EUA	Alimento
Casimiroa edulis	Zapote blanco	Rutaceae	Mesoamérica	Alimento
Casimiroa sapota	Matasano	Rutaceae	Mesoamérica	Alimento
Casimiroa tetrameria	Matasano	Rutaceae	Mesoamérica	Alimento
Chamaedorea elegans	Palma cambray	Arecaceae	Mesoamérica	Ornamental
Chamaedorea spp.	Palmito	Arecaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Ornamental
Chamaedorea tepejilote	Tepejilote	Arecaceae	Mesoamérica y N de Sudamérica	Alimento
Chamaedorea wendlandiana	Pacaya	Arecaceae	Mesoamérica	Ornamental
Chenopodium ambrosioides	Epazote	Chenopodiaceae	Mesoamérica	Condimento
Chenopodium berlandieri subsp. *nuttalliae*	Huauzontle	Chenopodiaceae	Mesoamérica	Alimento
Chlorogalum pomeridianum	Amole	Agavaceae	México y S de EUA	Aceite esencial
Cnidosculus chayamansa	Chaya	Euphorbiaceae	Mesoamérica	Alimento
Crataegus mexicana	Tejocote	Rosaceae	Mesoamérica	Alimento
Crataegus pubescens	Tejocote	Rosaceae	Mesoamérica	Alimento
Crescentia cujete	Tecomate	Bignoniaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Utensilio
Crotalaria longirostrata	Chipilín	Fabaceae	Mesoamérica	Alimento
Cucurbita argyrosperma	Calabaza	Cucurbitaceae	Mesoamérica	Alimento
Cucurbita ficifolia	Chilacayote	Cucurbitaceae	Mesoamérica	Alimento
Cucurbita moschata	Calabaza	Cucurbitaceae	América	Alimento
Cucurbita pepo	Calabaza	Cucurbitaceae	Mesoamérica y Norteamérica	Alimento
Cyrtocarpa procera	Chupandía	Anacardiaceae	Mesoamérica	Alimento
Dahlia coccinea	Dalia	Asteraceae	Mesoamérica	Ornamental
Dahlia excelsa	Dalia	Asteraceae	Mesoamérica	Ornamental
Dahlia lehmannii	Dalia	Asteraceae	Mesoamérica	Ornamental
Dahlia pinnata	Dalia	Asteraceae	Mesoamérica	Ornamental
Diospyros digyna	Zapote negro	Ebenaceae	Mesoamérica y N de Sudamérica	Alimento
Echinocactus platyacanthus	Biznaga	Cactaceae	Mesoamérica y N de México	Alimento
Erythrina americana	Colorín	Fabaceae	Mesoamérica	Cerca viva
Escontria chiotilla	Chiotilla	Cactaceae	Mesoamérica	Alimento
Euphorbia antisyphilitica	Candelilla	Euphorbiaceae	Norte de México y S de EUA	Industrial
Euphorbia pulcherrima	Nochebuena	Euphorbiaceae	Mesoamérica	Ornamental
Ferocactus histrix	Biznaga	Cactaceae	Mesoamérica y N de México	Alimento
Gliricidia sepium	Cocoíte	Fabaceae	Mesoamérica	Cerca viva
Gossypium hirsutum	Algodón	Malvaceae	Mesoamérica	Fibra
Helianthus annuus	Girasol	Asteraceae	Mesoamérica y Norteamérica	Alimento
Hylocereus ocamponis	Pitaya roja orejona	Cactaceae	Norte de México	Alimento
Hylocereus undatus	Pitaya orejona	Cactaceae	México y América tropical	Alimento

Apéndice 18.2 [*continúa*]

Especie	Nombre común	Familia	Distribución natural	Uso principal
Indigofera suffruticosa	Añil	Fabaceae	México y América tropical	Pigmento
Inga jinicuil	Jinicuil	Fabaceae	Mesoamérica	Sombra
Inga spp.	Chalahuite	Fabaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Ipomoea batatas	Camote	Convolvulaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Jaltomata procumbens	Jaltomate	Solanaceae	Mesoamérica, EUA y Sudamérica	Alimento
Jatropha curcas	Piñoncillo	Euphorbiaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Leucaena diversifolia	Guaje	Fabaceae	Mesoamérica	Forraje
Leucaena esculenta	Guaje	Fabaceae	Mesoamérica	Alimento
Leucaena leucocephala	Guaje	Fabaceae	Mesoamérica	Alimento
Leucaena pulverulenta	Tepeguaje	Fabaceae	Norte de México y S de EUA	Madera
Leucaena spp.	Guaje	Fabaceae	Mesoamérica	Forraje
Lycopersicon esculentum	Jitomate	Solanaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Manilkara zapota	Chicozapote	Sapotaceae	Mesoamérica	Alimento
Marginatocereus marginatus	Órgano	Cactaceae	Mesoamérica	Cerca viva
Melicoccus oliviformis	Guaya	Sapindaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Monstera deliciosa	Piñanona	Araceae	Mesoamérica	Ornamental
Montanoa spp.	Zoapatle	Asteraceae	Mesoamérica	Ornamental
Muntingia calabura	Capulín blanco	Muntigiaceae	Mesoamérica y N de México	Alimento
Nicotiana rustica	Tabaco	Solanaceae	Mesoamérica	Estimulante
Opuntia cochenillifera	Nopal de la cochinilla	Cactaceae	Mesoamérica	Huésped insecto
Opuntia ficus-indica	Tuna	Cactaceae	Mesoamérica	Alimento
Opuntia hyptiacantha	Tuna memela	Cactaceae	Mesoamérica	Alimento
Opuntia joconostle	Xoconostle	Cactaceae	Mesoamérica	Alimento
Opuntia megacantha	Tuna	Cactaceae	Mesoamérica	Alimento
Opuntia spp.	Nopalitos	Cactaceae	Mesoamérica	Alimento
Opuntia spp.	Xoconostle	Cactaceae	Mesoamérica	Alimento
Opuntia streptacantha	Tuna cardona	Cactaceae	Mesoamérica	Alimento
Pachycereus pringlei	Cardón	Cactaceae	Mesoamérica	Alimento
Pachyrhizus erosus	Jícama	Fabaceae	Mesoamérica	Alimento
Panicum hirticaule var. *hirticaule*	Triguillo	Poaceae	Mesoamérica, N de México y S de EUA, Sudamérica	Alimento
Parmentiera aculeata	Cuajilote	Bignoniaceae	Mesoamérica y N de México	Alimento
Passiflora ligularis	Granada china	Passifloraceae	Mesoamérica y N de Sudamérica	Alimento
Persea americana	Aguacate	Lauraceae	Mesoamérica	Alimento
Persea americana var. *drymifolia*	Aguacate mexicano	Lauraceae	Mesoamérica	Alimento
Persea schiedeana	Chinine	Lauraceae	Mesoamérica	Alimento
Phaseolus acutifolius	Tépari	Fabaceae	Mesoamérica	Alimento
Phaseolus coccineus	Ayocote	Fabaceae	Mesoamérica	Alimento

Apéndice 18.2 [*concluye*]

Especie	Nombre común	Familia	Distribución natural	Uso principal
Phaseolus dumosus	Acalete	Fabaceae	Mesoamérica	Alimento
Phaseolus lunatus	Ib	Fabaceae	Mesoamérica	Alimento
Phaseolus vulgaris	Frijol	Fabaceae	Mesoamérica	Alimento
Physalis philadelphica	Tomate	Solanaceae	Mesoamérica	Alimento
Pimenta dioica	Pimienta gorda	Myrtaceae	Mesoamérica y Caribe	Condimento
Pinus cembroides	Pino piñonero	Pinaceae	Mesoamérica, N de México y EUA	Alimento
Pinus spp.	Pino	Pinaceae	Mesoamérica	Madera
Piper auritum	Acuyo	Piperaceae	Mesoamérica y N de Sudamérica	Condimento
Piper sanctum	Acuyo	Piperaceae	Mesoamérica	Condimento
Polianthes tuberosa	Nardo	Amaryllidaceae	Mesoamérica	Ornamental
Porophyllum calcicola	Pipitza	Asteraceae	Mesoamérica	Alimento
Porophyllum macrocephalum	Pápalo	Asteraceae	Mesoamérica, EUA y Sudamérica	Alimento
Pouteria campechiana	Zapote amarillo	Sapotaceae	Mesoamérica	Alimento
Pouteria sapota	Mamey	Sapotaceae	Mesoamérica	Alimento
Protium copal	Copal	Burseraceae	Mesoamérica	Aroma
Prunus serotina subsp. *capuli*	Capulín	Rosaceae	Mesoamérica y N de México	Alimento
Psidium guajava	Guayaba	Myrtaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Psidium sartorianum	Guayabilla	Myrtaceae	Mesoamérica y N de Sudamérica	Alimento
Salvia hispanica	Chía	Lamiaceae	Mesoamérica	Alimento
Sambucus caerulea	Saúco	Caprifoliaceae	Norte de México y EUA	Alimento
Sechium edule	Chayote	Cucurbitaceae	Mesoamérica	Alimento
Spondias mombin	Jobo	Anacardiaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Spondias purpurea	Ciruela	Anacardiaceae	Mesoamérica y N de Sudamérica	Alimento
Tagetes erecta	Cempasúchil	Asteraceae	Mesoamérica y Norteamérica, N de Sudamérica	Ornamental pigmento
Tagetes lucida	Pericón	Asteraceae	Mesoamérica y N de México	Condimento
Taxodium mucronatum	Ahuehuete	Pinaceae	Mesoamérica	Ornamental
Theobroma bicolor	Patashtle	Sterculiaceae	Mesoamérica y Sudamérica	Alimento
Theobroma cacao	Cacao	Sterculiaceae	Mesoamérica	Alimento
Tigridia pavonia	Oceloxóchitl	Liliaceae	Mesoamérica	Ornamental
Vanilla planifolia	Vainilla	Orchidaceae	Mesoamérica	Condimento
Vitis tillifolia	Uva cimarrona	Vitaceae	México y Norteamérica	Alimento
Yucca guatemalensis	Izote	Agavaceae	Mesoamérica, Caribe y N de Sudamérica	Alimento
Yucca spp.	Izote	Agavaceae	Mesoamérica, Norteamérica, Sudamérica	Fibra
Zea mays	Maíz	Poaceae	Mesoamérica	Alimento

Fuente: Vavilov y Dorofeev 1992; Dressler 1953; Hernández Xolocotzi 1985; GRIN 2006; IPNI 2006.

Apéndice 18.3 Especies vegetales con mayor superficie sembrada en México en 1991

Nombre común	Especie	Uso principal	Hectáreas
	Más de 1 millón de hectáreas		
Frijol	*Phaseolus vulgaris*	Alimento	2 818 500
Maíz	*Zea mays*	Alimento	8 698 500
Sorgo	*Sorghum bicolor*	Alimento para ganado	1 792 200
	De 100 000 a 1 millón de hectáreas		
Ajonjolí	*Sesamum indicum*	Alimento	112 100
Alfalfa	*Medicago sativa* subsp. *sativa*	Forraje	231 200
Algodón	*Gossypium hirsutum*	Fibra	265 400
Arroz	*Oryza sativa*	Alimento	103 300
Café	*Coffea arabica*	Bebida	850 400
Calabaza	*Cucurbita pepo*	Alimento	299 400
Caña de azúcar	*Saccharum officinarum*	Edulcorante	621 600
Cártamo	*Carthamus tinctorius*	Alimento	103 200
Cebada	*Hordeum vulgare*	Alimento	307 400
Chile	*Capsicum annuum* var. *annuum*	Condimento	116 500
Coco	*Cocos nucifera*	Alimento	201 900
Garbanzo	*Cicer arietinum*	Alimento	120 400
Henequén	*Agave fourcroydes*	Fibra	108 400
Limón mexicano	*Citrus aurantifolia*	Alimento	119 800
Mango	*Mangifera indica*	Alimento	179 500
Naranja	*Citrus sinensis*	Alimento	533 700
Plátano y banano	*Musa ×paradisiaca*	Alimento	238 200
Soya	*Glycine max*	Alimento	362 800
Trigo	*Triticum aestivum*	Alimento	992 300
	De 10 000 a 100 000 hectáreas		
Aguacate	*Persea americana*	Alimento	80 300
Avena	*Avena sativa*	Alimento	16 200
Brócoli	*Brassica oleracea* var. *italica*	Alimento	17 900
Cacahuate	*Arachis hypogaea*	Alimento	75 200
Cacao	*Theobroma cacao*	Alimento	96 300
Calabaza	*Cucurbita argyrosperma*	Alimento	11 200
Cebolla	*Allium cepa* var. *cepa*	Alimento	44 700
Chícharo	*Pisum sativum*	Alimento	17 400
Ciruelo	*Prunus salicina*	Alimento	33 000
Durazno	*Prunus persica* var. *persica*	Alimento	61 000
Guayaba	*Psidium guajava*	Alimento	17 800
Haba	*Vicia faba*	Alimento	53 100
Hule	*Hevea brasiliensis*	Industrial	12 700

Apéndice 18.3 [*continúa*]

Nombre común	Especie	Uso principal	Hectáreas
Jamaica	*Hibiscus sabdariffa*	Bebida	18 000
Jitomate	*Lycopersicon esculentum*	Alimento	78 200
Lenteja	*Lens culinaris* subsp. *culinaris*	Alimento	10 100
Maguey pulquero	*Agave salmiana*	Bebida	59 600
Maguey tequilero	*Agave tequilana*	Bebida	23 400
Mandarina	*Citrus reticulata*	Alimento	13 300
Manzana	*Malus domestica*	Alimento	74 700
Melón	*Cucumis melo* subsp. *melo*	Alimento	43 900
Nopalitos	*Opuntia* spp.	Alimento	28 700
Nuez	*Carya illinoinensis*	Alimento	46 600
Papa	*Solanum tuberosum*	Alimento	64 100
Papaya	*Carica papaya*	Alimento	19 300
Pepino	*Cucumis sativus* var. *sativus*	Alimento	15 000
Peral	*Pyrus communis*	Alimento	14 100
Piña	*Ananas comosus*	Alimento	14 500
Sandía	*Citrullus lanatus* var. *lanatus*	Alimento	44 800
Tabaco	*Nicotiana tabacum*	Estimulante	15 000
Tamarindo	*Tamarindus indica*	Alimento	10 800
Tomate	*Physalis philadelphica*	Alimento	25 900
Uva	*Vitis vinifera*	Alimento	44 600
Zanahoria	*Daucus carota* subsp. *sativus*	Alimento	11 200
De 1 000 a 10 000 hectáreas			
Ajo	*Allium sativum* var. *sativum*	Alimento	8 800
Alpiste	*Phalaris canariensis*	Alimento para animales	2 300
Caléndula	*Calendula officinalis*	Ornamental	1 700
Camote	*Ipomoea batatas*	Alimento	5 500
Capulín	*Prunus serotina* subsp. *capuli*	Alimento	1 100
Cempasúchil	*Tagetes erecta*	Ornamental	8 600
Chabacano	*Prunus armeniaca*	Alimento	2 400
Chayote	*Sechium edule*	Alimento	2 200
Chicozapote	*Manilkara zapota*	Alimento	3 000
Chilacayote	*Cucurbita ficifolia*	Alimento	2 200
Chirimoya	*Annona cherimola*	Alimento	1 000
Cilantro	*Coriandrum sativum*	Condimento	4 700
Col	*Brassica oleracea* var. *capitata*	Alimento	6 200
Coliflor	*Brassica oleracea* var. *botrytis*	Alimento	5 900
Ébol, veza	*Vicia sativa* subsp. *sativa*	Alimento para ganado	6 600
Espárrago	*Asparagus officinalis*	Alimento	5 700
Espinaca	*Spinacia oleracea*	Alimento	1 000
Fresa	*Fragaria* ×*ananassa*	Alimento	5 700

Apéndice 18.3 [*continúa*]

Nombre común	Especie	Uso principal	Hectáreas
Girasol	*Helianthus annuus*	Alimento	2 200
Granada	*Punica granatum*	Alimento	2 500
Guanábana	*Annona muricata*	Alimento	5 100
Higuera	*Ficus carica*	Alimento	2 200
Jícama	*Pachyrhizus erosus*	Alimento	3 700
Lechuga	*Lactuca sativa*	Alimento	8 400
Lima	*Citrus aurantifolia*	Alimento	6 000
Mamey	*Pouteria sapota*	Alimento	3 900
Membrillo	*Cydonia oblonga*	Alimento	2 500
Nanche	*Byrsonima crassifolia*	Alimento	6 800
Níspero	*Eriobotrya japonica*	Alimento	1 100
Okra	*Abelmoschus esculentus*	Alimento	3 600
Olivo	*Olea europaea* subsp. *europaea*	Alimento	5 600
Palma africana	*Elaeis guineensis*	Aceite	3 100
Pimienta	*Piper nigrum*	Condimento	3 200
Pino piñonero	*Pinus cembroides*	Alimento	1 300
Rábano	*Raphanus sativus* var. *sativus*	Alimento	2 400
Sávila	*Aloe vera*	Medicinal	1 000
Tejocote	*Crataegus pubescens*	Alimento	2 900
Toronja	*Citrus ×paradisi*	Alimento	7 700
Tuna	*Opuntia ficus-indica*	Alimento	2 900
Vainilla	*Vanilla planifolia*	Condimento	1 300
Yuca	*Manihot esculenta*	Alimento	5 200
De 100 a 1 000 hectáreas			
Acelga	*Beta vulgaris* subsp. *vulgaris*	Alimento	600
Achiote	*Bixa orellana*	Condimento	600
Agapando	*Agapanthus africanus*	Ornamental	107
Alcachofa	*Cynara cardunculus*	Alimento	265
Alhelí	*Matthiola incana*	Ornamental	266
Almendra	*Prunus dulcis*	Alimento	300
Anís	*Pimpinella anisum*	Condimento	184
Anona	*Annona* spp.	Alimento	527
Apio	*Apium graveolens* var. *dulce*	Alimento	400
Arrayán	*Psidium sartorianum*	Alimento	211
Azalea	*Rhododendron* spp.	Ornamental	124
Berenjena	*Solanum melongena*	Alimento	735
Betabel	*Beta vulgaris* subsp. *vulgaris*	Alimento	924
Caimito	*Chrysophyllum cainito*	Alimento	328
Castaño	*Castanea sativa*	Alimento	145
Centeno	*Secale cereale* subsp. *cereale*	Alimento	402

Apéndice 18.3 [*continúa*]

Nombre común	Especie	Uso principal	Hectáreas
Cerezo	*Prunus* spp.	Alimento	303
Chía	*Salvia hispanica*	Alimento	289
Chinine	*Persea schiedeana*	Alimento	564
Clavel	*Dianthus caryophyllus*	Ornamental	550
Clavo	*Syzygium aromaticum*	Condimento	378
Col de Bruselas	*Brassica oleracea* var. *gemmifera*	Alimento	492
Comino	*Cuminum cyminum*	Condimento	152
Crisantemo	*Chrysanthemum* ×*morifolium*	Ornamental	206
Cuajinicuil	*Inga* spp.	Forraje	407
Epazote	*Chenopodium ambrosioides*	Condimento	134
Estropajo	*Luffa aegyptiaca*	Fibra	600
Gardenia	*Gardenia jasminoides*	Ornamental	106
Gladiola	*Gladiolus* spp.	Ornamental	774
Guaje	*Leucaena* spp.	Forraje	652
Guaya	*Melicoccus oliviformis*	Alimento	300
Guayule	*Parthenium argentatum*	Industrial	117
Ilama	*Annona diversifolia*	Alimento	700
Jojoba	*Simmondsia chinensis*	Industrial	300
Lechuguilla	*Agave lecheguilla*	Fibra	184
Limón real	*Citrus limon*	Alimento	161
Limonaria	*Murraya paniculata*	Ornamental	291
Linaza	*Linum usitatissimum*	Fibra	125
Litchi	*Litchi chinensis*	Alimento	200
Macadamia	*Macadamia integrifolia*	Alimento	222
Malanga	*Colocasia esculenta*	Alimento	192
Manzanilla	*Matricaria recutita*	Bebida	249
Marañón	*Anacardium occidentale*	Alimento	500
Mostaza	*Brassica* spp.	Alimento	115
Nabo	*Brassica rapa* subsp. *rapa*	Alimento	800
Nardo	*Polianthes tuberosa*	Ornamental	246
Nube	*Gypsohila* spp.	Ornamental	431
Palma datilera	*Phoenix dactylifera*	Alimento	800
Pápalo	*Porophyllum macrocephalum*	Alimento	232
Perejil	*Petroselinum crispum*	Condimento	173
Pistache	*Pistacia vera*	Alimento	200
Pitahaya orejona	*Hylocereus undatus*	Alimento	597
Quelite	*Amaranthus* spp.	Alimento	224

Apéndice 18.3 [*continúa*]

Nombre común	Especie	Uso principal	Hectáreas
Quelite	*Amaranthus cruentus*	Alimento	700
Remolacha	*Beta vulgaris* subsp. *vulgaris*	Alimento	233
Romeritos	*Suaeda nigra*	Alimento	200
Rosa	*Rosa* spp.	Ornamental	537
Trébol	*Trifolium repens*	Alimento para ganado	700
Triticale	×*Triticosecale*	Alimento	201
Verdolaga	*Portulaca oleracea*	Alimento	100
Zapote blanco	*Casimiroa edulis*	Alimento	169
Zapote negro	*Diospyros digyna*	Alimento	389
Menos de 100 hectáreas			
Achicoria	*Cichorium intybus*	Alimento	4
Albahaca	*Ocimum basilicum*	Condimento	61
Alcanfor	*Cinnamomum camphora*	Medicinal	<1
Alcatraz	*Zantedeschia aethiopica*	Ornamental	33
Algarrobo	*Ceratonia siliqua*	Saborizante	1
Amole	*Chlorogalum pomeridianum*	Industrial	3
Árbol de pan	*Artocarpus altilis*	Alimento	4
Aster	*Aster* sp.	Ornamental	1
Ave del paraíso	*Strelitzia reginae*	Ornamental	50
Avellano	*Corylus avellana*	Alimento	1
Azucena	*Lilium longiflorum*	Ornamental	40
Berro	*Nasturtium officinale*	Alimento	15
Camelia	*Camellia japonica* var. *japonica*	Ornamental	52
Cáñamo	*Cannabis sativa*	Fibra	1
Carissa	*Carissa grandiflora*	Ornamental	8
Chipilín	*Crotalaria longirostrata*	Alimento	10
Chupandía	*Cyrtocarpa procera*	Alimento	<1
Colinabo	*Brassica oleracea* var. *gongylodes*	Alimento	8
Colza	*Brassica rapa* subsp. *oleifera*	Alimento	38
Coyol	*Acrocomia aculeata*	Alimento	72
Crotos	*Codiaeum variegatum* var. *variegatum*	Ornamental	40
Cuajilote	*Parmentiera aculeata*	Alimento	2
Dalia	*Dahlia* spp.	Ornamental	2
Dracena	*Dracaena* spp.	Ornamental	6
Escarola	*Cichorium endivia* subsp. *endivia*	Alimento	4
Estate	*Limonium* spp.	Ornamental	94
Flor de clavellina	*Dianthus barbatus*	Ornamental	1

Apéndice 18.3 [*concluye*]

Nombre común	Especie	Uso principal	Hectáreas
Frambuesa	*Rubus idaeus*	Alimento	49
Granada china	*Passiflora ligularis*	Alimento	84
Grosello	*Ribes rubrum*	Alimento	23
Hiedra	*Hedera helix* subsp. *helix*	Ornamental	6
Hierbabuena	*Mentha spicata*	Condimento	90
Hierbamora	*Solanum nigrum*	Alimento	2
Higuerilla	*Ricinus communis*	Industrial	33
Hortencia	*Hydrangea macrophylla* subsp. *macrophylla*	Ornamental	5
Huauzontle	*Chenopodium berlandieri* subsp. *nuttalliae*	Alimento	98
Jazmín	*Jasminum officinale*	Ornamental	8
Jengibre	*Zingiber officinale*	Condimento	2
Kenaf	*Hibiscus cannabinu*	Fibra	23
Mejorana	*Origanum majoran*	Condimento	19
Mijo	*Panicum miliaceu*	Alimento para ganado	93
Mora	*Morus nigra*	Alimento	76
Naranjita china	*Fortunella margarita*	Alimento	<1
Nectarina	*Prunus persica* var. *nucipersica*	Alimento	22
Nochebuena	*Euphorbia pulcherrima*	Ornamental	3
Nuez de castilla	*Juglans regia*	Alimento	68
Ñame	*Dioscorea* spp.	Alimento	11
Pensamiento	*Viola ×wittrockiana*	Ornamental	1
Persimonio	*Diospyros kaki*	Alimento	42
Petunia	*Petunia ×hybrida*	Ornamental	<1
Piñanona	*Monstera deliciosa*	Ornamental	2
Piñuela	*Bromelia pinguin* y *B. karatas*	Alimento	1
Pipitza	*Porophyllum calcicola*	Alimento	39
Pomarrosa	*Syzygium jambos*	Alimento	6
Poro	*Allium porrum*	Alimento	61
Ruda	*Ruta graveolens*	Medicinal	7
Salvia	*Salvia officinalis*	Condimento	17
Siempreviva	*Sempervivum* spp.	Ornamental	42
Te limón	*Cymbopogon citratus*	Bebida	37
Tomillo	*Thymus vulgare*	Condimento	37
Toronjil	*Melissa officinalis*	Medicinal	2
Zapote amarillo	*Pouteria campechiana*	Alimento	26
Zarzamora	*Rubus* spp.	Alimento	89

Fuente: INEGI 1997, 1998.

Referencias

Allem, A.C. 2002. The origins and taxonomy of cassava, en R.J. Hillocks, J.M. Thresh y A.C. Bellotti (eds.), *Cassava: Biology, production and utilization*. CAB International, Londres, pp. 1-16.

Anderson, E. 1947. Field studies of Guatemalan maize. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **34**:433-451.

Aradhya, M.K., R.M. Manshardt, F. Zee y C.W. Morden. 1999. A phylogenetic analysis of the genus *Carica* L. (Caricaceae) based on restriction fragment length variation in a cpDNA intergenic spacer region. *Genetic Resources and Crop Evolution* **46**:579-586.

Arellano, E., y A. Casas. 2003. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cacataceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* **50**:439-453.

Ashworth, V.E.T.M., y M.T. Clegg. 2003. Microsatellite markers in avocado (*Persea americana* Mill.): Genealogical relationships among cultivated avocado genotypes. *Journal of Heredity* **94**:407-415.

Ballesteros, P.G.A. 1999. *Contribuciones al conocimiento del frijol lima (Phaseolus lunatus* L.*) en América tropical*. Tesis de doctorado, Colegio de Postgraduados, Montecillo.

Beebe, S., P.W. Skroch, J. Tohme, M.C. Duque, F. Pedraza *et al.* 2000. Structure of genetic diversity among common bean landraces of Middle American origin based on correspondence analysis of RAPD. *Crop Science* **40**:264-273.

Benz, B.F. 2001. Archeological evidence of teosinte domestication from Guilá Naquitz, Oaxaca. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**:2104-2106.

Brandolini, A. 1970. Rasse Europee di maiz. *Maydica* **15**:5-27.

Bravo Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. I. UNAM, México.

Britton, N.L., y J.N. Rose. 1919. *The Cactaceae*. Vol. I. Carnegie Institution of Washington, Washington, D.C.

Brubaker, C.L., y J.F. Wendel. 1994. Reevaluating the origin of domesticated cotton (*Gossypium hirsutum*; Malvaceae) using nuclear restriction fragment length polymorphisms (RFLPs). *American Journal of Botany* **81**:1309-1326.

Brush, S.B., y H.R. Perales. 2007. A maize landscape: Ethnicity and agro-biodiversity in Chiapas, Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **121**:211-221.

Casas, A., J. Caballero, A. Valiente-Banuet, J.A. Soriano y P. Dávila. 1999. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cacataceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* **86**:522-533.

Casas, A., A. Otero-Arnaiz, E. Pérez-Negrón y A. Valiente-Banuet. 2007. *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. *Annals of Botany* **100**:1101-1115.

Colunga-GarcíaMarín, P., E. Hernández-Xolocotzi y A. Castillo-Morales. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío guanajuatense. *Agrociencia* **65**:7-49.

Colunga-GarcíaMarín, P., E. Estrada-Loera y F. May-Pat. 1996. Patterns of morphological variation, diversity, and domestication of wild and cultivated populations of *Agave* in Yucatán, Mexico. *American Journal of Botany* **83**:1069-1082.

Crawford, R.D. 1992. Introduction to Europe and diffusion of domesticated turkeys from the Americas. *Archivos de Zootecnia* **41**(extra):307-314.

Crosby, A.W. 1972. *The Columbian exchange: Biological and cultural consequences of 1492*. Greenwood Press, Westport.

Cutler, H.C., y T.W. Whitaker. 1961. History and distribution of the cultivated cucurbits in the Americas. *American Antiquity* **26**:469-485.

De Alba, J. 1997. Polimorfismo en caseína y la calidad de la leche en ganados criollos lecheros. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*. Suplemento **5**:21-26.

De Candolle, A. 1986. *Origin of cultivated plants*. Appleton, Nueva York.

De la Cruz, M., R. Whitkus, A. Gómez-Pompa y L. Mota-Bravo. 1995. Origin of cacao cultivation. *Nature* **375**:542-543.

Delgado-Salinas, A., T. Turley, A. Richman y M. Lavin. 1999. Phylogenetic analysis of the cultivated and wild species of *Phaseolus* (Fabaceae). *Systematic Botany* **23**:438-460.

Dillinger, T.L., P. Barriga, S. Escárcega, M. Jiménez, D.S. Lowe *et al.* 2000. Food of the gods: Cure for humanity? A cultural history of the medicinal and ritual use of chocolate. *Journal of Nutrition* **130**:2057S-2072S.

Doebley, J. 2004. The genetics of maize evolution. *Annual Review of Genetics* **38**:37-59.

Doebley, J.F. 1990. Molecular evidence and the origin of maize. *Economic Botany* **44**:6-27.

Dressler, R.L. 1953. The Pre-Columbian cultivated plants of Mexico. *Botanical Museum Leaflets, Harvard University* **16**:115-172.

Duval, M.F., J.L. Noyer, X. Perrier, G. Coppens d'Eeckenbrugge y P. Hamon. 2001. Molecular diversity in pineapple assessed by RFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics* **102**:83-90.

Erickson, D.L., B.S. Smith, A.C. Clarke, D.H. Sandweiss y N. Tuross. 2005. An Asian origin for a 10 000-year-old domesticated plant in the Americas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**:18315-18320.

Estrada L., E.I.J. 1989. *El Códice Florentino: su información etnobotánica*. Colegio de Postraduados, Chapingo.

Evans, M.M.S., y J.L. Kermicle. 2001. Teosinte crossing barrier 1, a locus governing hybridization of teosinte and maize. *Theoretical and Applied Genetics* **103**:259-265.

FAO. 2006. *Food and Agriculture Organization of the United Nations. Agricultural production of primary crops. FAO Statistical Data, Rome*, en <*http://faostat.fao.org/faostat/form?collection=Production.Crops.Primary&Domain=Production&servlet=1&hasbulk=&version=ext&language=EN*> (consultado en junio de 2006).

FAO. 2008. *Food and Agriculture Organization of the United Nations. FAOSTAT*, en <*http://faostat.fao.org/*> (consultado en marzo de 2008).

Fiedler, J., G. Bufler y F. Bangerth. 1998. Genetic relationships of avocado (*Persea americana* Mill.) using RAPD markers. *Euphytica* **101**:249-255.

Flannery, K.V. 1967. The vertebrate fauna and hunting patterns, en D.S. Byers (ed.), *The prehistory of the Tehuacán Valley*, Vol. 1: *Environment and subsistence*. University of Texas Press, Austin, pp. 132-177.

Flannery, K.V., y J.C. Wheeler. 1986. Animal food remains from preceramic Guilá Naquitz, en K.V. Flannery (ed.), *Guilá Naquitz, archaic foraging and early agriculture in Oaxaca, Mexico*. Academic Press, Nueva York, pp. 285-295.

Ford, R.I. 1984. Prehistoric phytogeography of economic plants in Latin America, en D. Stone (ed.), *Pre-Columbian plant migration*. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, vol. 76. Harvard University Press, Cambridge, pp. 175-181.

Freytag, G.F., y D.G. Debouck. 2002. Taxonomy, distribution, and ecology of the genus *Phaseolus* (Leguminosae: Papilionoideae) in North America, Mexico, and Central America. *SIDA Botanical Miscellany* **23**.

Gepts, P., T.C. Osborn, K. Rashka y F.A. Bliss. 1986. Phaseolin-protein variability in wild forms and landraces of the common bean (*Phaseolus vulgaris*): Evidence for multiple centers of domestication. *Economic Botany* **40**:451-468.

Gepts, P., y D. Debouck. 1991. Origin, domestication and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.), en A. van Schoonhoven y O. Voysest (eds.), *Common beans: Research for crop improvement*. CAB International, Wallingford, pp. 7-53.

Grant, U.J., W.H. Hatheway, D.H. Timothy, C. Cassalett y L. Roberts. 1963. *Races of maize in Venezuela. NAS-NRC Publ. 1136*, Washington D.C.

GRIN. 2006. *Genetic Resources Information Network (GRIN). Agricultural Research System, United States Department of Agriculture*, en <*http://www.ars-grin.gov/index.html*> (consultado en julio 2006).

Grobman, A., W. Salhuana, R. Sevilla y P.C. Mangelsdorf. 1961. *Races of maize in Peru*. Pub. 915. National Academy of Sciences-National Research Council, Washington, D.C.

Gunn, B.F. 2004. The phylogeny of Cocoeae (Arecaceae) with emphasis on *Cocos nucifera*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **91**:505-522.

Gutiérrez-Salgado, A., P. Gepts y D.G. Debouck. 1995. Evidence for two gene pools of the Lima bean, *Phaseolus lunatus* L., in the Americas. *Genetic Resources and Crop Evolution* **42**:15-28.

Guzmán-Díaz, M., M. Rincón-Rabanales y R. Vandame. 2004. *Manejo y conservación de abejas nativas sin aguijón (Apidae: Meliponini)*. Tapachula, Chiapas.

Harlan, J.R. 1992. *Crops and man*. 2a. ed. ASA, CSSA, Madison.

Harris, D.R. 1989. An evolutionary continuum of people-plant interaction, en D.R. Harris y G.C. Hillman (eds.), *Foraging and farming*. Unwin Hyman, Londres, pp. 11-26.

Heiser, C.B. 1965. Cultivated plants and cultural diffusion in nuclear America. *American Anthropologist* **67**:930-949.

Heiser, C.B. 1979. Origins of some cultivated New World plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**:309-326.

Hernández-Bermejo, J.E., y J. León (eds.). 1994. *Neglected crops: 1492 from a different perspective*. FAO Plant Production and Protection Series No. 26, Roma.

Hernández Xolocotzi, E. 1971. *Exploración etnobotánica y su metodología*. Colegio de Postgraduados, ENA, SAG, Chapingo.

Hernández Xolocotzi, E. 1985. *Biología agrícola*. CECSA, México.

Instituto Nacional Indigenista. 1994. *Flora medicinal indígena de México*, 3 vols. INI, México.

INEGI. 1997. *Cultivos anuales de México*. VII Censo Agropecuario. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.

INEGI. 1998. *Cultivos perennes de México*. VII Censo Agropecuario. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.

INEGI. 2002. *Sistema de clasificación industrial de América del Norte*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, en <*http://www.inegi.gob.mx/est/contenidos/espanol/metodologias/censos/scian/scian2002/lib/toc/Mapasitio/defaulttoc.aspx?s=clasifica&tc=1&h=0.n*> (consultado en julio de 2006).

IPNI. 2006. *The International Plant Names Index*, en <*http://www.ipni.org*> (consultado en julio de 2006).

Jenkins, J.A. 1948. The origin of the cultivated tomato. *Economic Botany* **2**:379-392.

Jobin-Decor, M.P., G.C. Graham, R.J. Henry y R.A. Drew. 1997. RAPD and isozyme analysis of genetic relationships between *Carica papaya* and wild relatives. *Genetic Resources and Crop Evolution* **44**:471-477.

Kuleshov, N.N. 1954. Some pecularities of maize in Asia. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **41**:271-299.

Lozoya, X., y M. Lozoya. 1982. *Flora medicinal de México*. Primera parte: *Plantas indígenas*. Instituto Mexicano del Seguro Social, México.

MacNeish, R.S. 1967. A summary of subsistence, en D.S. Byers (ed.), *The prehistory of the Tehuacán Valley*, vol. 1: *Environment and subsistence*. University of Texas Press, Austin, pp. 290-309.

Martín del Campo, R. 1964. La zoología del Códice, en M. de la Cruz y J. Badiano, *Libellus de medicinalibus indorum herbis* [1552]. Instituto Mexicano del Seguro Social, México, pp. 285-290.

Martínez-Castillo, J., D. Zizumbo-Villarreal, P. Gepts y P. Colunga-GarcíaMarín. 2007. Gene flow and genetic structure in the wild-weedy-domesticated complex of *Phaseolus lunatus* L. in its Mesoamerican center of domestication and diversity. *Crop Science* **47**:58-66.

Matsuoka, Y., Y. Vigouroux, M.M. Goodman, J. Sánchez G., E. Buckler *et al.* 2002. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**:6080-6084.

McCleod, M.J., S.I. Guttman y W.H. Eshbaugh. 1982. Early evolution of chili peppers (*Capsicum*). *Economic Botany* **36**:361-368.

Medrano, J.A. 2000. Recursos animales locales del centro de México. *Archivos de Zootecnia* **49**:385-390.

Méndez-Mendoza, M., J. Serrano-Palapa., R. Ávila-Benítez, M. Rosas-García y N. Méndez-Palacios. 2002. Caracterización morfométrica del bovino criollo mixteco. *Archivos de Zootecnia* **51**:217-221.

Mhameed, S., D. Sharon, D. Kaufman, E. Lahav, J. Hillel *et al.* 1997. Genetic relationships within avocado (*Persea americana* Mill) cultivars and between *Persea* species. *Theorethical and Applied Genetics* **94**:279-286.

Minnis, P.E., M.E. Whalen, J.H. Kelley y J.D. Stewart. 1993. Prehistoric macaw breeding in the North American southwest. *American Antiquity* **58**:270-276.

Mock, K.E., T.C. Theimer, O.E. Rhodes, D.L. Greenberg y P. Keim. 2002. Genetic variation across the historical range of the wild turkey (*Meleagris gallopavo*). *Molecular Ecology* **11**:643-657.

Montes-Hernández, S., y L.E. Eguiarte. 2002. Genetic structure and indirect estimates of gene flow in three taxa of *Cucurbita* in western Mexico. *American Journal of Botany* **89**:1156-1163.

Montes-Hernández, S., L.C. Merrick y L.E. Eguiarte. 2005. Maintenance of squash (*Cucurbita* spp.) landrace diversity by farmers' activities in Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* **52**:697-707.

Motamayor, J.C., A.M. Risterucci, P.A. López, C.F. Ortiz, A. Moreno *et al.* 2002. Cacao domestication. I: The origin of the cacao cultivated by the Mayas. *Heredity* **89**:380-386.

Olsen, K.M., y B.A. Schaal. 1999. Evidence on the origin of cassava: Phylogeography of *Manihot esculenta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **96**:5586-5591.

Palacios, X.F. 1998. *Contribution to the estimation of countries interdependence in the area of plant genetic resources*. Background Study Paper No. 7 Rev.1, Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture, FAO, Roma.

Papa, R., y P. Gepts. 2003. Asymmetry of gene flow and differential geographical structure of molecular diversity in wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) from Mesoamerica. *Theoretical and Applied Genetics* **106**:239-250.

Perales, H.R., B.F. Benz y S.B. Brush. 2005. Maize diversity and ethnolinguistic diversity in Chiapas, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **102**:949-954.

Pickersgill, B. 1971. Relationships between weedy and cultivated forms in some species of chili peppers (genus *Capsicum*). *Evolution* **25**:683-691.

Pickersgill, B., M.I. Chacón Sánchez y D.G. Debouck. 2003. Multiple domestications and their taxonomic consequences: The example of *Phaseolus vulgaris*. "Rudolf Mansfeld and Plant Genetic Resources" Symposium. *Schriften Genet. Ressourcen* **22**:71-83.

Picó, B., y F. Nuez. 2000a. Minor crops of Mesoamerica in early sources (I). Leafy vegetables. *Genetic Resources and Crop Evolution* **47**:527-540.

Picó, B., y F. Nuez. 2000b. Minor crops of Mesoamerica in early sources (II). Herbs used as condiments. *Genetic Resources and Crop Evolution* **47**:541-552.

Piperno, D.R., y K.V. Flannery. 2001. The earliest archaeological maize (*Zea mays* L.) from highland Mexico: New accelerator mass spectrometry dates and their implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**:2101-2103.

Pohl, M.E.D., D.R. Piperno, K.O. Pope y J.G. Jones. 2007. Microfossil evidence for pre-Columbian maize dispersals in the neotropics from San Andrés, Tabasco, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**:6870-6875.

Pope, K.O., M.E.D. Pohl, J.G. Jones, D.L. Lentz, C. von Nagy *et al.* 2001. Origin and environmental setting of ancient agriculture in the lowlands of Mesoamerica. *Science* **292**:1370-1373.

Price, E.O. 1984. Behavioral aspects of animal domestication. *The Quarterly Review of Biology* **59**:1-32.

Price, T.D. 2002. Domesticated birds as a model for the genetics of speciation by sexual selection. *Genetica* **116**:311-327.

Ramírez E., R., D.H. Timothy, B.E. Díaz y U.J. Grant. 1960. *Races of maize in Bolivia*. National Academy of Sciences, National Research Council, Washington, D.C.

Ramos-Elorduy, J., y J.M. Pino-Moreno. 1989. *Los insectos comestibles en el México antiguo*. AGT Editor, México.

Renvoize, B. 1972. The area of origin of *Manihot esculenta* as a crop plant. A review of the evidence. *Economic Botany* **26**:352-360.

Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre R. y F. Carlín C. 2004. Análisis preliminar de la variación morfológica de 38 variantes mexicanas de *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, en G. Esparza F., R.D. Valdez Z. y S.J. Méndez G. (eds.), *El nopal, tópicos de actualidad*. Colegio de Postgraduados, Universidad Autónoma Chapingo, México, pp. 21-47.

Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre R. y J.L. Flores F. 2005a. Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la altiplanicie meridional de México. *Interciencia* **30**:476-484.
Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre R. y H. Hernández. 2005b. Systematic notes and detailed description of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Cactaceae). *Agrociencia* **39**:395-408.
Rick, C.M. 1976. Tomato, en N.W. Simmonds (ed.), *Evolution of crop plants*. Longman, Londres, pp. 268-273.
Roa, A.C., M.M. Maya, M.C. Duque, J. Tohme, A.C. Allem *et al.* 1997. AFLP analysis of relationships among cassava and other *Manihot* species. *Theoretical and Applied Genetics* **95**:741-750.
Sánchez G., J.J., y L. Ordaz S. 1987. *Systematic and ecogeographic studies on crop genepools.* 2. *El teocintle en México*. Distribución y situación actual de las poblaciones. IBPGR, Roma.
Sánchez G., J.J., T.A. Kato Y., M. Aguilar S., J.M. Hernández C., A. López R. *et al.* 1998. *Distribución y caracterización del teocintle*. Libro técnico núm. 2. CIPAC-INIFAP, México.
Sánchez G., J.J., M.M. Goodman y C.W. Stuber. 2000. Isozymatic and morphological diversity in the races of maize of Mexico. *Economic Botany* **54**:43-59.
Sanjur, O.I., D.R. Piperno, T.C. Andres y L.Wessel-Beaver. 2002. Phylogenetic relationships among domesticated and wild species of *Cucurbita* (Cucurbitaceae) inferred from a mitochondrial gene: Implications for crop plant evolution and areas of origin. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99**:535-540.
Sauer, J.D. 1993. *Historical geography of crop plants: A selected roster*. CRC, Boca Ratón.
Savolainen, P., Z. Ya-ping, L. Jing, J. Lundeberg y T. Leitner. 2002. Genetic evidence for an east Asian origin of domestic dog. *Science* **298**:1610-1613.
Schultes, R.E. 1984. Amazonian cultigens and their northward and westward migration in Pre-Columbian times, en D. Stone (ed.), *Pre-Columbian plant migration.* Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, vol. 76. Harvard University Press, Cambridge, pp. 19-37.
Sluyter, A., y G. Domínguez. 2006. Early maize (*Zea mays* L.) cultivation in Mexico: Dating sedimentary pollen records and its implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103**:1147-1151.
Smith, C.E. 1967. Plant remains, en D.S. Byers (ed.), *The prehistory of the Tehuacán Valley.* Vol. I: *Environment and Subsistence*. University of Texas Press, Austin, pp. 220-255.
Smith, C.E. 1986. Preceramic plant remains from Guilá Naquitz, en K.V. Flannery (ed.), *Guilá Naquitz, archaic foraging and early agriculture in Oaxaca, Mexico*. Academic Press, Nueva York, pp. 265-284.
Smith, B.D. 1997. The initial domestication of *Cucurbita pepo* in the Americas 10 000 years ago. *Science* **276**:932-934.
Smith, B.D. 2001. Documenting plant domestication: The consilience of biological and archeological approaches. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**:1324-1326.
Smith, B.D. 2005. Reassessing Coxcatlán Cave and the early history of domesticated plants in Mesoamerica. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**:9438-9445.
Steadman, D.W., M.P. Tellkamp y T.A. Wake. 2003. Prehistoric exploitation of birds on the Pacific coast of Chiapas, Mexico. *Condor* **105**:572-579.
Tewolde, A. 1997. Los criollos bovinos y los sistemas de producción animal en los trópicos de América Latina. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*, Suplemento **5**:13-19.
Toledo, V.M. 2000. Biodiversity and indigenous peoples, en S. Levin (ed.), *Encyclopedia of biodiversity*, vol. 3. Academic Press, San Diego, pp. 451-463.
Urbina, M. 1903. Plantas comestibles de los antiguos mexicanos. *Anales del Museo Nacional de México* (segunda época) **I**:503-591.
Urbina, M. 1906. Raíces comestibles entre los antiguos mexicanos. *Anales del Museo Nacional de México* (segunda época) **III**:117-190.
Valadez A., R. 1995. *El perro mexicano*. Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM, México.
Valadez A., R. 1996. *La domesticación animal*. Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM-Plaza y Valdés, México.
Valadez A., R., A. Blanco P., B. Rodríguez G., F. Viniegra R. y K. Olmos J. 1999. El perro maya. ¿Un nuevo tipo de perro prehispánico? *Revista AMMVEPE* **12**:149-159.
Valadez A., R., A. Blanco P., B. Rodríguez G., F. Viniegra R. y K. Olmos J. 2001. Una quinta raza de perro prehispánica o ¿una segunda especie de lobo mexicano? *Revista AMMVEPE* **12**:149-159.
Valdés, J., y H. Flores. 1985. [Comentario a la] *Historia de las plantas de Nueva España*, en *Obras completas de Francisco Hernández*, t. VII, UNAM, México, pp. 1-222.
Van der Werff, H. 2002. A synopsis of *Persea* (Laureaceae) in Central America. *Novon* **12**:575-586.
Vavilov, N.I., y V.F. Dorofeev. 1992. *Origin and geography of cultivated plants*. Cambridge University Press, Cambridge.
Vieyra-Odilon, L., y H. Vivrans. 2001. Weeds as crops: The value of maize field weeds in the Valley of Toluca, Mexico. *Economic Botany* **55**:426-443.
Vilà, C., P. Savolainen, J.E. Maldonado, I.R. Amorim, J.E. Rice *et al.* 1997. Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* **276**:1687-1689.
Vilà, C., J.E. Maldonado y R.K. Wayne. 1999. Phylogenetic relationships, evolution, and genetic diversity of the domestic dog. *The Journal of Heredity* **90**:71-77.
Villanueva G., R., D.W. Roubik y W. Colli-Ucán. 2005. Extinction of *Melipona beecheii* and traditional beekeeping in the Yucatán Peninsula. *Bee World* **86**:35-41.

Wellhausen, E.J., L.M. Roberts, E. Hernández y P.C. Mangelsdorf. 1951. *Razas de maíz en México, su origen, características y distribución*. Folleto técnico, núm. 5. Oficina de Estudios Especiales, SAG. México.

Wendel, J.F., C.L. Brubaker y A.E. Percival. 1992. Genetic diversity in *Gossypium hirsutum* and the origin of upland cotton. *American Journal of Botany* **79**: 1291-1310.

Wendel, J.F., y R.C. Cronn. 2003. Polyploidy and the evolutionary history of cotton. *Advances in Agronomy* **78**: 139-186.

Whitkus, R., M. de la Cruz, L. Mota-Bravo y A. Gómez-Pompa. 1998. Genetic diversity and relationships of cacao (*Theobroma cacao* L.) in southern Mexico. *Theoretical and Applied Genetics* **96**: 621-627.

Wilkes, G.H. 1988. Teosinte and the other wild relatives of maize, en *Recent Advances in the Conservation and Utilization of Genetic Resources*. Proc. Global Maize Germplasm Workshop. CIMMYT, México, pp. 70-80.

Wilkes, H.G. 1967. *Teosinte: the closest relative of maize*. Bussey Institute, Harvard University, Cambridge.

Wilkes, H.G. 1977. Hybridization of maize and teosinte in Mexico and Guatemala and the improvement of maize. *Economic Botany* **31**: 254-293.

Zhang, D., J. Cervantes, Z. Huamán, E. Carey y M. Ghislain. 2000. Assessing genetic diversity of sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] cultivars from tropical America using AFLP. *Genetic Resources and Crop Evolution* **47**: 659-665.

Zizumbo-Villarreal, D. 1996. History of coconut in Mexico 1549-1810. *Genetic Resources and Crop Evolution* **43**: 505-515.

Zizumbo-Villarreal, D., P. Colunga-GarcíaMarín, E. Payró de la Cruz, P. Delgado-Valerio y P. Gepts. 2005. Population structure and evolutionary dynamics of wild-weedy-domesticated complexes of common bean in a Mesoamerican region. *Crop Science* **45**: 1073-1083.

Zolla, C., S. Mata P., D. Méndez G., M.A. Marmolejo M., J.A. Tascón M. *et al.* 1994. *Diccionario enciclopédico de la medicina tradicional indígena*. Instituto Nacional Indigenista, México.

Adenda posterior a la impresión del libro

Pág. 567. Piperno *et al.* (2009) encontraron evidencias de maíz arqueológico para 8700 A.P. En el refugio de Xihuatoxtla, Guerrero, a unos 15 km de Iguala, recuperaron fitolitos de gránulos de almidón de maíz. Esta nueva fecha para el registro arqueobotánico más antiguo de maíz es significativamente muy cercana a la propuesta por Matsuoka *et al.* (2002) estimada mediante análisis genético (9188 A.P.).

Pág. 570. Kwak *et al.* (2009) encontraron que los frijoles silvestres más cercanos genéticamente a los domesticados provenían de una región restringida en la cuenca del Río Lerma-Río Grande de Santiago, en los estados de Jalisco y Guanajuato, por lo que proponen que este puede ser su centro de domesticación para México. Esta región se encuentra al norte de la propuesta para la domesticación de maíz por Matsuoka *et al.* (2002) y Vigouroux *et al.* (2008), por lo que su domesticación en Mesoamérica pudo tener un origen difuso y no único. Kwak *et al.* (2009) sugieren que aunque el maíz y frijol coexisten en algunas regiones, el policultivo de maíz con frijol pudo ser un desarrollo posterior.

Referencias de la adenda

Kwak, M., J.A. Kami y P. Gepts. 2009. The putative Mesoamerican domestication center of *Phaseolus vulgaris* is located in the Lerma-Santiago Basin of Mexico. *Crop Science* **49**: 554-563.

Piperno, D.R., A.J. Ranere, I. Holst, J. Iriarte y R. Dickau. 2009. Starch grain and phytolith evidence for early ninth millennium B.P. maize from the Central Balsas River Valley, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 5019-5024.

Vigouroux, Y., J.D. Glaubitz, Y. Matsuoka, M.M. Goodman, J. Sánchez G. y J. Doebley. 2008. Population structure and genetic diversity of New World maize races assessed by DNA microsatellites. *American Journal of Botany* **95**: 1240-1253.



Quinta parte

Lecciones aprendidas



19 Reflexiones sobre el conocimiento de la biodiversidad en México: retos y perspectivas

AUTORES: Jorge Soberón • Jorge Llorente Bousquets • Gonzalo Halffter

19.1 Avances, obstáculos, lagunas y problemas

El primer volumen de *Capital natural de México* constituye una obra de revisión sintética que actualiza la situación del conocimiento sobre la diversidad biológica de México. Como se muestra en este volumen, hoy existe una gran cantidad de información disponible que puede utilizarse para tomar decisiones sobre bases científicas.

Hace diez años se publicó el 'Estudio de País' sobre la biodiversidad de México (Conabio 1998); desde entonces han ocurrido importantes cambios en esta situación. A mediados de los años noventa en México eran muy contadas las instituciones capaces de realizar monitoreos mediante imágenes satelitales del territorio; actualmente la Conabio opera directamente dos receptores satelitales de resolución media, cuyas imágenes están a disposición pública en una página de internet, y participa en el manejo de una tercera antena con capacidad de alta resolución (Conabio 2005). México cuenta ahora con cuatro niveles de cartografía ecorregional compatible con la de los otros dos países de América del Norte (CCA 1997, véase el capítulo 3), y se ha elaborado la tercera versión del Inventario Nacional Forestal (Tudela 2000). Las regionalizaciones biogeográficas descritas en el primer capítulo de este volumen se han ampliado en precisión y resolución gracias a la utilización extendida de bases de datos de ejemplares de colecciones científicas.

Los progresos en la computarización de ejemplares han sido sostenidos y notables durante el decenio pasado y ya son varias las instituciones nacionales que cuentan con programas de informática sobre la biodiversidad. Esta cantidad creciente de datos permitió realizar análisis de vacíos para la conservación (véase el volumen II) y análisis de patrones espaciales de diversidad beta, así como sentar la base para los listados de nombres que se presentan en este estudio y que no pudieron realizarse en el Estudio de País citado. Si bien desde la publicación de este último se han documentado al menos un par de nuevas extinciones de especies en el país, los avances en nuestro conocimiento sí se han afinado, y se han confirmado las extirpaciones o extinciones de varios mamíferos, aves y peces dulceacuícolas ocurridas antes de 1998 (capítulo 10). El hecho de que no se hable de nuevas extinciones no quiere decir que no hayan ocurrido —pasando inadvertidas—, sobre todo en ciertos grupos de anfibios, invertebrados y plantas inconspicuas con áreas de distribución muy restringidas, pero la falta de esquemas de monitoreo exhaustivos y extensivos no permite afirmarlo con certeza .

La legislación sobre colecta científica, que hace diez años se reducía a la Ley General de Pesca y a la NOM-126 de Colecta, reglamentaria de la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente, en la actualidad se ha complicado a causa de que está regulada de manera superpuesta en las leyes generales de Pesca, de Vida Silvestre y de Aprovechamiento Forestal Sustentable. Sin embargo, es posible afirmar que para la mayor parte de los investigadores que realizan colectas científicas, la normatividad establecida en la Ley General de Vida Silvestre, su Reglamento y la NOM-126 permite realizar esta actividad de manera razonablemente regulada, sin que la legislación constituya un impedimento para el avance científico, aunque subsisten los grandes huecos legales para la colecta con fines de obtención de muestras para la industria biotecnológica y en aquellos casos en que se hace uso de conocimientos tradicionales; la situación legal en estos casos no ha mejorado mayormente durante este periodo (véase el capítulo 8).

Respecto al punto de vista genético, también se han logrado grandes adelantos (capítulos 14 y 15). Se han secuenciado completamente las primeras especies mexicanas ([*Rhizobium etli, Bacillus coahuilensis* (L. Eguiarte com. pers.) y el parásito *Taenia solium*]). Las tecnologías transferidas a varios institutos de investigación de la UNAM gracias a un proyecto pionero de bioprospección (UNAM-Diversa) permitieron realizar los primeros muestreos sobre metagenomas terrestres y dulceacuícolas, mismos que se han utilizado de manera altamente exitosa para la protección de la región de Cuatrociénegas, en Coahuila.

Sin duda han ocurrido cambios muy positivos desde la publicación del Estudio de País; sin embargo, al realizar este estudio se pusieron de manifiesto una serie de obstáculos y limitaciones tanto en el volumen de información sobre la riqueza biológica de nuestro país como en su acceso a ella. En forma breve, estos obstáculos se refieren a: *1*] la dificultad de integrar la información ya existente; *2*] la existencia de huecos taxonómicos, de escala y temáticos; *3*] las dificultades de trabajo colaborativo entre los grupos científicos que trabajan en el país, y *4*] el papel poco activo que desempeñan los sectores no científicos de la sociedad. A continuación comentamos estos puntos.

19.2 Integración de la información ya existente

El total de la información científica existente sobre la diversidad biológica de México es enorme [Soberón *et al.* (en prensa)]. Está disperso en forma de publicaciones en revistas nacionales e internacionales, tesis, libros, ilustraciones, fotografías y micrografías, y de manera creciente, en bases de datos de secuencias, de estructuras biológicas y morfología, de especímenes y observaciones, y de imágenes satelitales. Para redactar el volumen sobre *Conocimiento actual de la biodiversidad* los autores citaron aproximadamente 2 600 referencias bibliográficas; hicieron un uso extensivo de la cartografía digital, y para los análisis en los capítulos 11 y 12 consultaron la información de cerca de tres millones de registros de

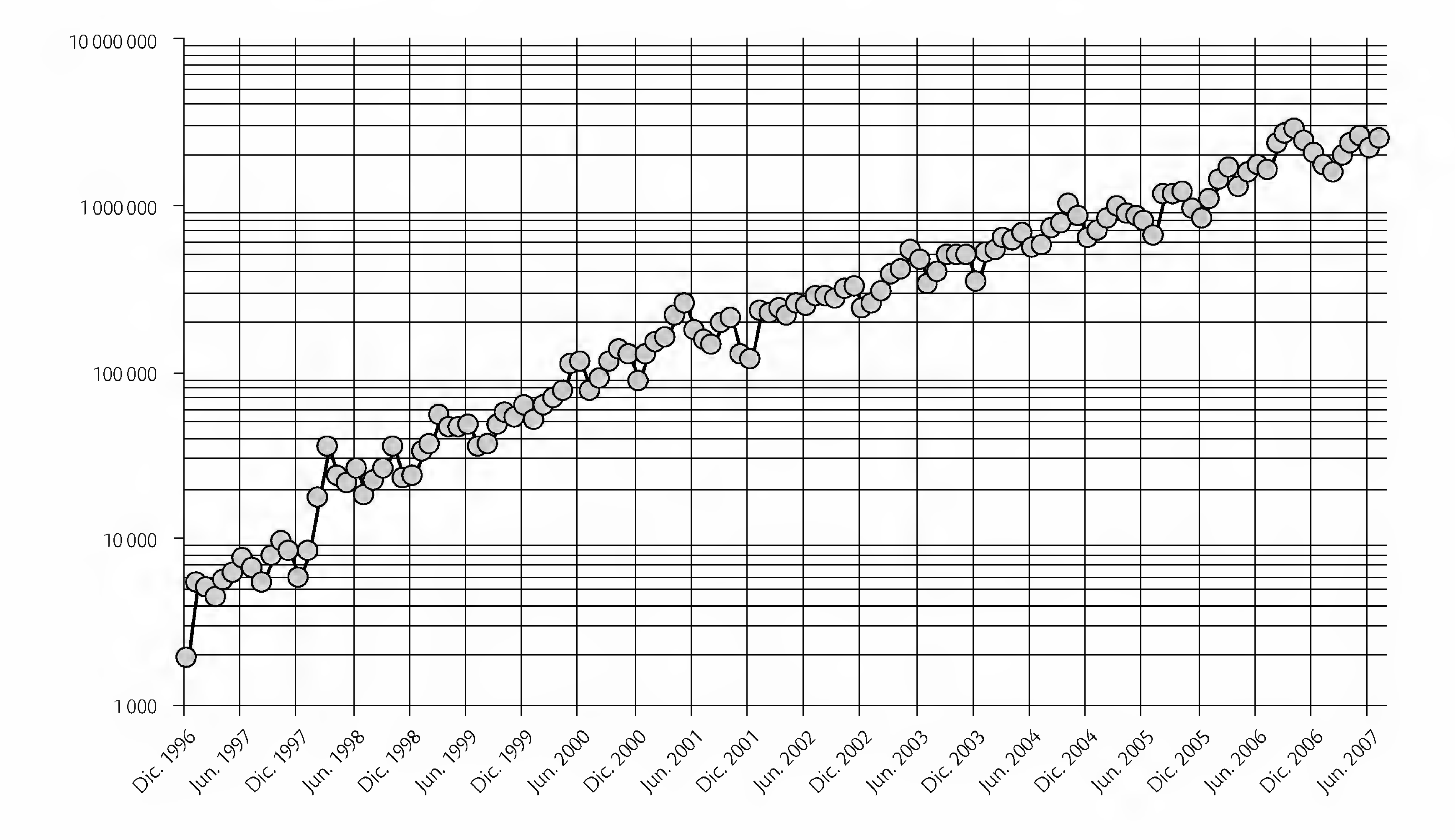


Figura 19.1 Crecimiento del uso de la página web de la Conabio en los últimos 11 años. Nótese que el crecimiento es casi constante en una escala semilogarítmica, lo cual implica un crecimiento exponencial de las visitas. En junio de 2007 la página principal de Conabio recibía más de un millón de visitas por mes.

ejemplares en las bases de datos disponibles en el SNIB de la Conabio. Sin embargo, no es exagerado afirmar que una cantidad significativa de literatura, datos sobre ejemplares y mucha información relacionada quedó sin consultarse. En nuestro país, pese a que se le considera pionero en informática de la biodiversidad (Edwards 2004), aún quedan millones de ejemplares de colecciones sin computarizar ni georreferenciarse; hay decenas de miles de publicaciones que no han sido digitalizadas y a las que solo se tiene acceso visitando bibliotecas especializadas; no se han desarrollado bases de datos extensivas sobre la morfología de especies; la información sobre usos maderables, medicinales, industriales, ornamentales y otros se ha ido integrando con lentitud, y, finalmente, la información necesaria para estimar el valor económico de los diferentes servicios ambientales apenas empieza a adquirir cobertura nacional. Obviamente, el reto de crear las herramientas conceptuales, matemáticas y computacionales para realizar la integración de datos genéticos, del nivel específico y ecosistémicos es mayúsculo y rebasa por mucho los esfuerzos nacionales. Pero es necesario seguir avanzando en la digitalización de diferentes cuerpos de datos, con miras a un futuro —ya tal vez no lejano— en el que los avances en las ciencias de la información permitan realizar representaciones dinámicas de diferentes cuerpos de conocimiento, estableciendo sus relaciones y haciéndolos interoperables. El esfuerzo realizado en los últimos 15 años en la digitalización de unas pocas clases de datos ha resultado de gran utilidad, como se ve por el crecimiento exponencial (Fig. 19.1) del uso de los datos que la Conabio hace accesibles al público por medios electrónicos. Se ve así que la inversión nacional realizada en las universidades e institutos de investigación, así como la relacionada con la informatización de los resultados de la investigación, produce resultados que la sociedad necesita y utiliza. Es

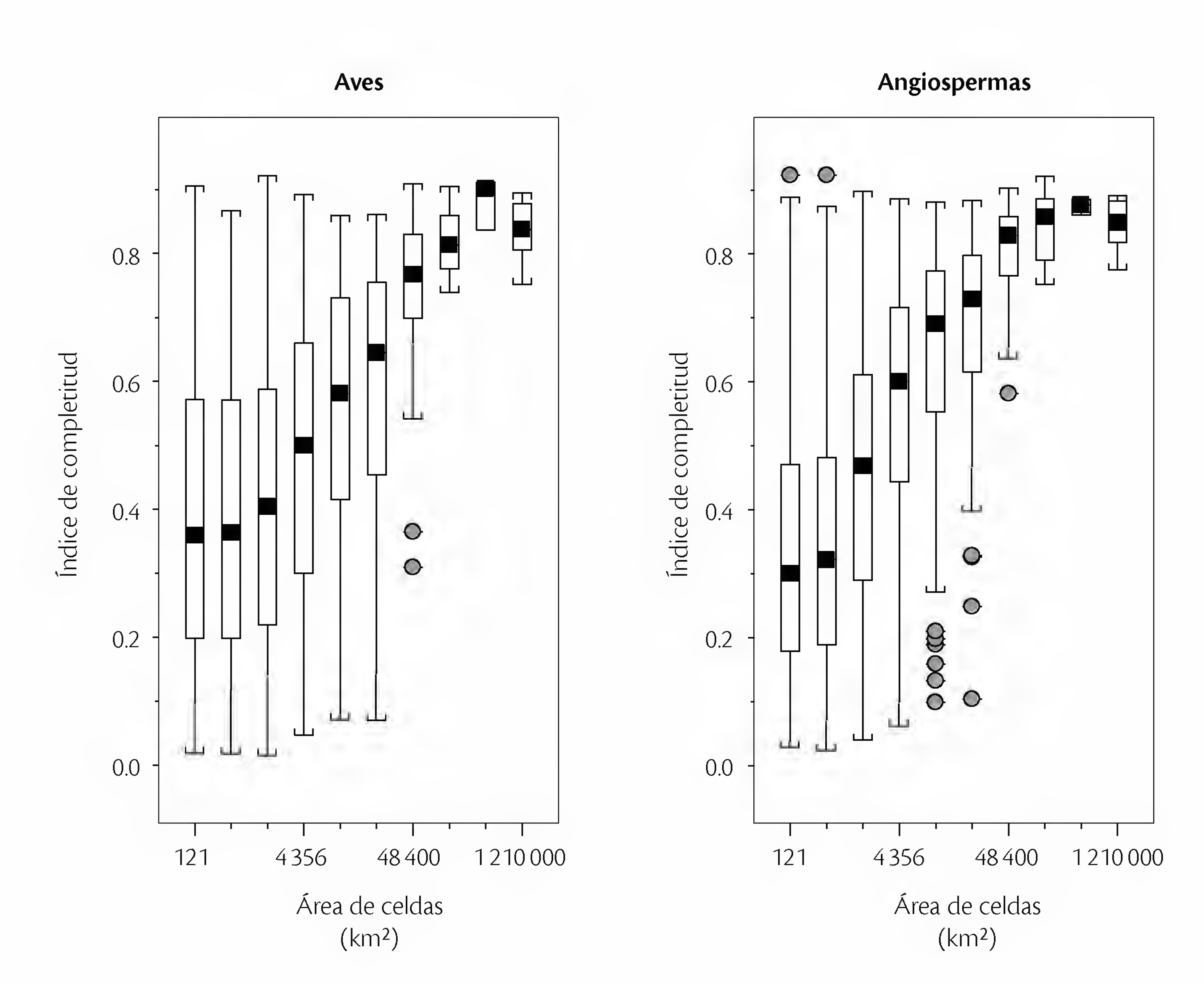


Figura 19.2 Mediana (cuadro obscuro), "outliers" (círculos cerrados) y cuartiles (cajas) del índice de completitud del conocimiento taxonómico en las bases de datos de la Conabio para especies de aves y para géneros de angiospermas. El índice representa la proporción de especies observadas en retículas del territorio nacional de diferentes resoluciones, respecto al total predicho utilizando curvas de acumulación de especies. Nótese cómo al disminuir la superficie de las celdas el índice disminuye, indicando que a altas resoluciones la confiabilidad de los inventarios disminuye de manera correspondiente (Soberón *et al.* 2007).

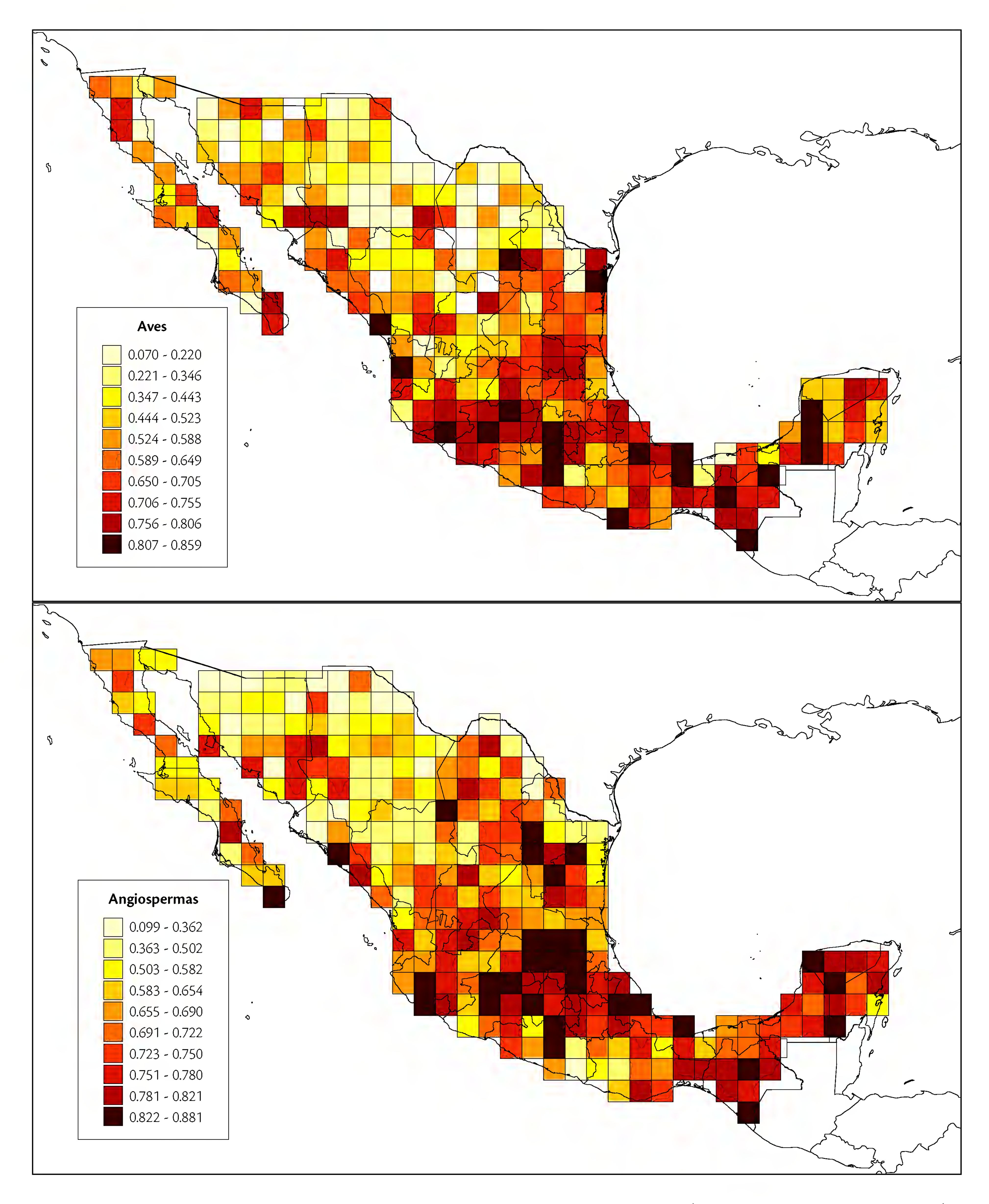


Figura 19.3 Mapas que comparan el índice de completitud de bases de datos para aves (400 000 registros de 1 000 especies) y angiospermas (1.2 millones de registros de 5 000 géneros) a una resolución de celdas de 7 744 km^2. La figura ilustra geográficamente un punto en las gráficas de la figura 19.2.

indispensable que estos esfuerzos se sigan apoyando con fondos públicos, ya que esta es la única forma en que México estará en condiciones de aprovechar cabalmente su enorme riqueza biológica.

19.3 Los huecos de la información

Al redactar los capítulos también se hicieron patentes carencias en varios aspectos, en las que habrá que redoblar esfuerzos para obtener financiamiento, capacitar a nuevas generaciones y fortalecer las instituciones. Existen lagunas de información desde distintas perspectivas. Los diferentes grupos de organismos no se han estudiado en proporción a sus números de taxones. Como se describe en el capítulo 11, hay varios taxones hiperdiversos que no cuentan con inversión económica ni institucional apreciable de acuerdo con su importancia (ácaros, hongos, nemátodos, microorganismos, por no mencionar sino algunos). En grupos para los que no existe tradición ni expertos nacionales se requerirán estrategias especiales.

Los trabajos de estudios genéticos de las especies de México apenas han comenzado. El capítulo 15 muestra que pese a los grandes avances de los últimos años, en México se cuenta con información genética parcial sobre alrededor de 1% del estimado de especies que habitan el país, y solo muy recientemente se están secuenciando genomas de especies mexicanas. El conocimiento de la distribución geográfica de las especies, incluso de las mejor estudiadas, es bastante desequilibrado. Al aumentar la resolución con la que se examina el territorio nacional aparecen grandes huecos, como se ejemplifica en las figuras 19.2 y 19.3. Así, la exploración biológica del territorio nacional dista de ser satisfactoria. Hay grandes regiones donde el trabajo de los biólogos es todavía incipiente o nulo. En un país en el que el componente beta de la diversidad biológica es tan alto como en México (capítulo 12), este tema debe ser un acicate para incrementar los estudios de exploración biológica. El detalle de los estudios vegetacionales también adolece de serios problemas al aumentar la resolución. México no cuenta con cartografía de detalle de la cobertura del suelo desde una perspectiva de las asociaciones vegetales. El esfuerzo necesario para lograr pasar de una cartografía de uso de suelo de 1:50 000 a, digamos, una de 1:25 000 es enorme y requerirá recursos económicos y humanos muy significativos.

Los huecos temáticos en el conocimiento de nuestra diversidad biológica son más difíciles de describir, ya que existe una infinidad de perspectivas para analizar la biodiversidad. Sin embargo, hay que mencionar que es urgente apoyar los esfuerzos en todo el país, en sistemática, en genética, en ecología básica y aplicada (biología de la conservación, restauración ecológica, manejo de recursos) y en biotecnología.

19.4 Las dificultades para el trabajo colaborativo

Como se dijo al principio, el esfuerzo en torno a *Capital natural de México* demuestra el avance que nuestro país ha logrado en la organización de trabajos de gran aliento con la participación de científicos de instituciones académicas de todo el país, el gobierno federal, y organizaciones civiles. Pese a este hecho positivo, hay que reconocer que todavía es muy difícil realizar grandes estudios colaborativos. Resulta complejo establecer a veces el grado de confianza o de compromiso necesarios para que una diversidad de comunidades decida colaborar en un esfuerzo común. Sin embargo, la tendencia de la ciencia moderna es a realizar proyectos en colaboración. Conforme pasa el tiempo los recursos económicos, la infraestructura científica y las capacidades humanas se encuentran cada vez más distribuidas. Las comunidades de científicos en el país deberían estar conscientes de la inmensa potencialidad que representa el número de instituciones y personal con que México cuenta ahora en sistemática, ecología, genética, percepción remota e informática de la biodiversidad. El futuro de nuestro desarrollo científico en buena manera dependerá de que se fortalezca la capacidad para el trabajo interinstitucional y multidisciplinario.

19.5 La participación ciudadana y no profesional

El último punto que deseamos resaltar como una lección aprendida es el hecho de que la participación no profesional en este estudio fue casi inexistente. Esta afirmación no debe resultar sorprendente. Ya se dijo (véase el capítulo 16) que en México existen cuerpos muy sustantivos de conocimientos sobre la diversidad biológica, representados por el conocimiento de los pueblos indígenas, y que fueron considerados solamente de manera parcial en la obra. La razón por la que esto ocurrió tiene

ver, por una parte, con las dificultades intrínsecas para interpretar o traducir cuerpos de conocimiento que originalmente se desarrollaron en contextos culturales, lingüísticos y ecológicos muy variados, y por otra con el hecho de que en la actualidad no están sistematizados y organizados para tal efecto. Para hacer justicia a la riqueza del conocimiento tradicional de México haría falta una obra especialmente orientada a ellos. Nos limitamos, por ahora, a señalar el hueco.

Para terminar, hay que resaltar que de manera creciente la ciudadanía de nuestro país está organizándose en torno a proyectos de observación de grupos de animales, y no está lejano el día en que sean las redes de observadores ciudadanos las que proporcionen la alta densidad de observaciones requeridas para monitorear al menos algunos componentes de la biodiversidad, tal como ocurre por ejemplo, con las aves en Estados Unidos, Canadá y varios países europeos (el portal del *Global Biodiversity Information Facility* contiene más de 40 millones de observaciones de diferentes taxones aportados por redes ciudadanas en Europa y Estados Unidos). En México los observadores de aves ya contribuyen con varios miles de observaciones a la red AverAves <*http://www.conabio.gob.mx*>, pero en países como el Reino Unido es la ciudadanía la que anualmente contribuye con millones de observaciones a la organización gubernamental de monitoreo de la biodiversidad. En el futuro, la participación ciudadana puede representar no solo consumidores de información, sino también proveedores de cierto tipo de datos, y esto significará un cambio radical en la actitud ciudadana ante la pérdida de la diversidad biológica.

Referencias

CCA 1997. *Ecological regions of North America.* Comisión para la Cooperación Ambiental de América del Norte, Montreal.

Conabio. 1998. *La diversidad biológica de México: Estudio de País.* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Conabio. 2005. *Informe 1992-2004.* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. Disponible en <*http://www.conabio.gob.mx/institucion/conabio_espanol/doctos/informe_doce_anios.pdf*>

Edwards, J. 2004. Research and societal benefits of the global biodiversity information facility. *BioScience* **54**: 485-486.

Soberón, J., R. Jiménez, J. Golubov y P. Koleff. 2007. Assessing completeness of biodiversity databases at different spatial scales. *Ecography* **30**: 152-160.

Soberón, J., R. Jiménez, P. Koleff y J. Golubov. (En prensa). La informática sobre la biodiversidad: datos redes y conocimiento, en V.M. Toledo (ed.) *La biodiversidad de México.* Fondo de Cultura Económica, México.

Tudela, F. (coord.) 2000. *La gestión ambiental en México.* Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, México.

Autores

Aguilar Zúñiga, Claudia
Conabio

Aguirre Rivera, J. Rogelio
Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, uaslp

Ahuatzi Magaña, Rodrigo
Instituto Nacional de Migración, Segob

Alcocer, Javier
Proyecto de Investigación en Limnología Tropical, fes Iztacala, unam

Arenas Fuentes, Virgilio
Unidad de Investigación de Ecología y Pesquerías, uv

Arita, Héctor T.
Instituto de Ecología, unam

Arreola Lizárraga, José Alfredo
Cibnor

Arroyo Cabrales, Joaquín
Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticul Álvarez Solórzano", Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, inah
arromatu5@yahoo.com.mx

Azpra, Enrique
Climatología Física, Centro de Ciencias de la Atmósfera, unam

Baena, Martha L.
Departamento de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, A.C.
marthalucia.baena@gmail.com

Balvanera Levy, Patricia
Centro de Investigación en Ecosistemas, unam

Barahona, Ana
Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, unam

Bazán Guzmán, Carmen
cicese

Bezaury Creel, Juan
The Nature Conservancy, México

Caballero Mellado, Jesús
Centro de Ciencias Genómicas, unam

Cabrera Toledo, Dánae
Laboratorio de Genética de Poblaciones, Departamento de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, A.C.

Calderón Aguilera, Luis Eduardo
cicese

Camacho Ibar, Víctor F.
Instituto de Investigaciones Oceanológicas, uabc

Canteros, Cristina Elena
Departamento de Micología, Instituto Nacional de Enfermedades Infecciosas "Dr. Carlos Malbrán", Administración Nacional de Laboratorios e Institutos de Salud (Argentina)

Cañas Moreno, Rolando
Escuela Libre de Derecho
r_canas_m@yahoo.com

Carreño, Ana Luisa
Instituto de Geología, unam

Casas Fernández, Alejandro
Centro de Investigaciones en Ecosistemas, unam

Castañeda Sortibrán, América Nitxin
Laboratorio de Genética, Facultad de Ciencias, unam

Castillo, Amanda
Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, unam

Cerritos, René
Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, unam

Cevallos Ferriz, Sergio
Instituto de Geología, unam

Challenger, Antony
Subsecretaría de Planeación y Política Ambiental, Semarnat
achallenger@semarnat.gob.mx

Chassin Noria, Omar
Centro Multidisciplinario de Estudios en Biotecnología, Facultad de Medicina, Veterinaria y Zootecnia, UMSNH

Colunga GarcíaMarín, Patricia
Unidad de Recursos Naturales, CICY

Contreras Balderas, Salvador
Bioconservación, A.C.

Corona, Eduardo
Centro INAH, Morelos

Dávila, Patricia
Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, FES-Iztacala, UNAM

De Ávila Blomberg, Alejandro
Jardín Etnobotánico de Oaxaca
jetnobot@prodigy.net.mx

De la Lanza Espino, Guadalupe
Instituto de Biología, UNAM

Delgado, Patricia
Escuela de Agrobiología, UMSNH

Delgado Salinas, Alfonso Octavio
Departamento de Botánica, Instituto de Biología, UNAM

Díaz Castañeda, Victoria
CICESE

Díaz Jaimes, Píndaro
Laboratorio de Genética de Organismos Acuáticos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

Eguiarte Fruns, Luis E.
Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM

Escalante, Ana Elena
Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM

Escobar Briones, Elva
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM
escobri@mar.icmyl.unam.mx

Escofet Giansone, Anamaría
CICESE

España Gómez, Miguel
Procuraduría Ambiental y del Ordenamiento Territorial del Distrito Federal

Espejel Carbajal, Martha Ileana
Facultad de Ciencias, UNAM

Espinosa Arrubarrena, Luis
Instituto de Geología, UNAM

Espinosa Organista, David
FES-Zaragoza, UNAM
despinos@servidor.unam.mx

Espinoza, Bertha
Departamento de Inmunología, Instituto de Investigaciones Biomédicas, UNAM

Falcón, Luisa
Instituto de Ecología, UNAM

Fleury, Agnes
Departamento de Inmunología, Instituto de Investigaciones Biomédicas, UNAM

Flores Ramírez, Sergio
Laboratorio de Ecología Molecular, Departamento de Biología Marina, UABCS

Flores Villela, Óscar
Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM

Forney, Larry
Department of Biological Sciences, University of Idaho (EUA)

Fragoso, Gladis
Departamento de Inmunología, Instituto de Investigaciones Biomédicas, UNAM

Gallardo Cruz, José A.
Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM

Gallegos, Artemio
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

García, Francisco
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

García Abad, María de la Cruz
Departamento de Hidrobiología, UAM

García Oliva, Felipe
Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM

Garibay Orijel, Roberto
Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM

Gaxiola Castro, Gilberto
CICESE

Golubov, Jordan
uam-Xochimilco

González Astorga, Jorge
Laboratorio de Genética de Poblaciones, Departamento de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, A.C.

González González, Jorge
Facultad de Ciencias, unam

Guzmán, Ana Fabiola
Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticul Álvarez Solórzano", Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, inah; Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, ipn

Guzmán Arroyo, Manuel
Instituto de Limnología, udg

Halffter Salas, Gonzalo
Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal, Instituto de Ecología, A.C.
gonzalo.halffter@inecol.edu.mx

Huerta Velásquez, Erick
Redes por la Diversidad, Equidad y Sustentabilidad, A.C.

Islas Villanueva, Valentina
Sea Mammal Research Unit, School of Biology, University of St. Andrews (Reino Unido)

Jaramillo, Víctor
Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Campus Morelia, unam

Koleff, Patricia
Conabio
pkoleff@xolo.conabio.gob.mx

Ladah, Lydia B.
cicese

Lara Lara, José Rubén
cicese
rlara@cicese.mx

Lecuanda, Raymundo
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, unam

Lira Noriega, Andrés
Conabio

Llorente Bousquets, Jorge
Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, unam
jlb@hp.fciencias.unam.mx

López Cruz, Ausencia
inah

López Hernández, Martín
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, unam

Lozano García, Socorro
Instituto de Geología, unam

Maass, Manuel
Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Campus Morelia, unam

Magallón Puebla, Susana
Instituto de Biología, unam

Magaña, Víctor
Centro de Ciencias de la Atmósfera, unam

Martínez, Fernando
Departamento de Inmunología, Instituto de Investigaciones Biomédicas, unam

Martínez Castillo, Jaime
Unidad de Recursos Naturales, cicy

Martínez Ramos, Miguel
Centro de Investigación en Ecosistemas, unam
mmartine@oikos.unam.mx

Martínez Romero, Esperanza
Centro de Ciencias Genómicas, unam

Martínez Yrízar, Angelina
Instituto de Ecología, Unidad Hermosillo, unam

Mastretta Yanes, Alicia
Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, unam

Meave, Jorge A.
Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, unam

Medellín, Rodrigo
Instituto de Ecología, unam

Medrano González, Luis
Facultad de Ciencias, unam

Meling López, Enrique Alf
Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad de Sonora

Mendoza Alfaro, Roberto
Facultad de Ciencias Biológicas, uanl

Michán Aguirre, Layla
Instituto de Investigaciones Filosóficas, UNAM

Molina Freaner, Francisco
Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, UNAM

Montellano Ballesteros, Marisol
Instituto de Geología, UNAM

Morales Vela, Benjamín
Ecosur, Unidad Chetumal

Morán Zenteno, Dante
Instituto de Geología, UNAM

Moreno, Claudia E.
Centro de Investigaciones Biológicas, UAEH

Moreno, Elizabeth
Conabio

Moreno Casasola Barceló, Patricia
Instituto de Ecología, A.C.

Moreno Díaz, Norma Guadalupe
Conabio

Morrone Lupi, Juan José
Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM

Muhlia, Agustín
Observatorio de Radiación Solar, Instituto de Geofísica, UNAM

Munguía, Mariana
Pronatura, A.C.

Munguía Vega, Adrián
Cibnor

Murguía, Miguel
Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, FES-Iztacala, UNAM

Naranjo García, Edna
Instituto de Biología, UNAM

Navarro Singüenza, Adolfo G.
Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM

Noguez, Ana M.
Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UANL

Oceguеda Cruz, Susana
Conabio

Ochoa Ochoa, Leticia
Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM

Olivera, María Teresa
Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticul Álvarez Solórzano", Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, INAH

Ortiz-Monasterio, Ana
Redes por la Diversidad, Equidad y Sustentabilidad, A.C.

Payró de la Cruz, Emeterio
Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Colima

Perales Rivera, Hugo R.
Departamento de Agroecología, Ecosur-Chiapas
hperales@sclc.ecosur.mx

Pérez García, Eduardo A.
Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM

Peterson, A. Townsend
Natural History Museum and Biodiversity Research Center, University of Kansas (EUA)

Piñero, Daniel
Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM
pinero@servidor.unam.mx

Polaco, Óscar J.
Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticul Álvarez Solórzano", Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, INAH

Ramírez Martínez, Carlos
Facultad de Ciencias Biológicas, UANL

Reyes Agüero, Juan Antonio
Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, UASLP

Reyes Bonilla, Héctor
Departamento de Biología Marina, UABCS

Reyes Montes, María del Rocío
Departamento de Microbiología y Parasitología, Facultad de Medicina, UNAM

Ríos Jara, Eduardo
División de Ciencias Biológicas y Ambientales, UDG

Robles Jarero, Guadalupe
División de Ciencias Biológicas y Ambientales, UDG

ROBLES SAAVEDRA, MARÍA ROSALBA
School of Biological Sciences, University of Auckland (Nueva Zelandia)

ROCHA OLIVARES, AXAYÁCATL
Departamento de Oceanografía Biológica, División de Oceanología, CICESE

RODRÍGUEZ, PILAR
Centro Geo

RODRÍGUEZ, RANULFO
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

RODRÍGUEZ ARELLANES, GABRIELA
Laboratorio de Inmunología de Hongos, Departamento de Microbiología y Parasitología, Facultad de Medicina, UNAM

ROJAS BRACHO, LORENZO
Instituto Nacional de Ecología

ROMERO MARTÍNEZ, RAFAEL
Laboratorio de Inmunología de Hongos, Departamento de Microbiología y Parasitología, Facultad de Medicina, UNAM

SAHAZA CARDONA, JORGE H.
Corporación para la Investigación Científica (Colombia)

SALAS LIZANA, RODOLFO
Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM

SÁNCHEZ GONZÁLEZ, JOSÉ DE JESÚS
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agrícolas, UDG

SCHRAMM URRUTIA, YOLANDA
Facultad de Ciencias Marinas, UABC

SCIUTTO, EDDA
Departamento de Inmunología, Instituto de Investigaciones Biomédicas, UNAM

SCOTT BAKER, CHARLES
School of Biological Sciences, University of Auckland (Nueva Zelandia)

SILVA, CLAUDIA
Centro de Ciencias Genómicas, UNAM

SOBERÓN MAINERO, JORGE
Natural History Museum and Biodiversity Research Center, University of Kansas (EUA)

SOSA ÁVALOS, RAMÓN
Facultad de Ciencias Marinas, Universidad de Colima

SOSA NÁJERA, SUSANA
Instituto de Geografía, UNAM

SOSA ORTEGA, VICTORIA
Instituto de Ecología, A.C.

SOTO GONZÁLEZ, LUIS ARTURO
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

SOUZA SALDÍVAR, VALERIA
Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM

SUAZO ORTUÑO, IRERI
Centro de Investigación en Ecosistemas, UNAM

TAPIA GARCÍA, MARGARITO
Departamento de Hidrobiología, UAM

TAYLOR, MARÍA LUCÍA
Laboratorio de Inmunología de Hongos, Departamento de Microbiología y Parasitología, Facultad de Medicina, UNAM

TÉLLEZ, OSWALDO
Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, FES-Iztacala, UNAM

TÉLLEZ DUARTE, MIGUEL
Facultad de Ciencias Marinas, UABC

TOVAR LICEAGA, ROSA ELENA
Posgrado en Ciencias de la Tierra, Instituto de Geología, UNAM

URBÁN RAMÍREZ, JORGE
Departamento de Biología Marina, UABCS

URIBE ALCOCER, MANUEL
Laboratorio de Genética de Organismos Acuáticos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

VALDEZ HOLGUÍN, J. EDUARDO
Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad de Sonora

VÁZQUEZ CUEVAS, MARÍA DE JESÚS
Facultad de Ciencias, UNAM

VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ, ELLA
Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, UNAM

VÁZQUEZ SELEM, LORENZO
Instituto de Geografía, UNAM

Vovides, Andrés P.
Laboratorio de Biología Evolutiva de Cycadales, Instituto de Ecología, A.C.

Wegier Briuolo, Ana
Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, unam

Yáñez Ordóñez, Olivia
Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, unam

Zaldívar Riverón, Alejandro
Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid (España)

Zavala, Jorge
Centro de Ciencias de la Atmósfera, unam

Zertuche González, José Antonio
Instituto de Investigaciones Oceanológicas, uabc

Zolueta Juan, Xóchitl
Redes por la Diversidad, Equidad y Sustentabilidad, A.C.

Zúñiga, Gerardo
Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, ipn

Revisores

Ackerly, David
Department of Integrative Biology, University of California, Berkeley (EUA)

Alencáster Ybarra, Gloria
Instituto de Geología, UNAM

Arenas Fuentes, Virgilio
Centro de Ecología y Pesquerías, UV

Azuela de la Cueva, Antonio
Instituto de Investigaciones Sociales, UNAM

Berlin, Brent
Department of Anthropology, University of Georgia (EUA)

Brush, Stephen B.
Department of Human and Community Development, University of California (EUA)

Casas Fernández, Alejandro
Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM

Challenger, Antony
Subsecretaría de Planeación y Política Ambiental, Semarnat

Chiang, Fernando
Instituto de Biología, UNAM

Colunga GarcíaMarín, Patricia
Unidad de Recursos Naturales, CICY

Contreras Balderas, Salvador
Bioconservación, A.C.; UANL

Cotler, Helena
Instituto Nacional de Ecología

Díaz, Píndaro
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

Espinosa Organista, David
FES-Zaragoza, UNAM

Franco Baqueiro, Miguel
School of Biological Sciences, University of Plymouth (Reino Unido)

Galindo Leal, Carlos
Programa Bosques Mexicanos, World Wildlife Fund

García Aldrete, Alfonso
Instituto de Biología, UNAM

González Medrano, Francisco
Instituto de Biología, UNAM

Hoffman, Ana†
Facultad de Ciencias, UNAM

Kato Yamakake, Takeo Ángel
Colegio de Posgraduados, Chapingo

Koleff, Patricia
Conabio

Lobo, Jorge Miguel
Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid (España)

Martorell Delgado, Carlos
Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM

Masera Cerutti, Omar
Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM

Millán Núñez, Roberto
Facultad de Ciencias Marinas, UABC

Montellano Ballesteros, Marisol
Instituto de Geología, UNAM

Morales Guillaumin, Eduardo
Conabio

Moreno Casasola, Patricia
Instituto de Ecología, A.C.

Morrone Lupi, Juan José
Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM

Nava, Fernando
Instituto Nacional de Lenguas Indígenas, SEP

Navarro Sigüenza, Adolfo
Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM

Papavero, Nelson
Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo (Brasil)

Perrilliat, María del Carmen
Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, unam

Pineda, Eduardo
Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal, Instituto de Ecología, A.C.

Ponce Nava, Diana
Procuraduría Ambiental y del Ordenamiento Territorial del Distrito Federal

Ramírez Pulido, José
Departamento de Biología, uam-Iztapalapa

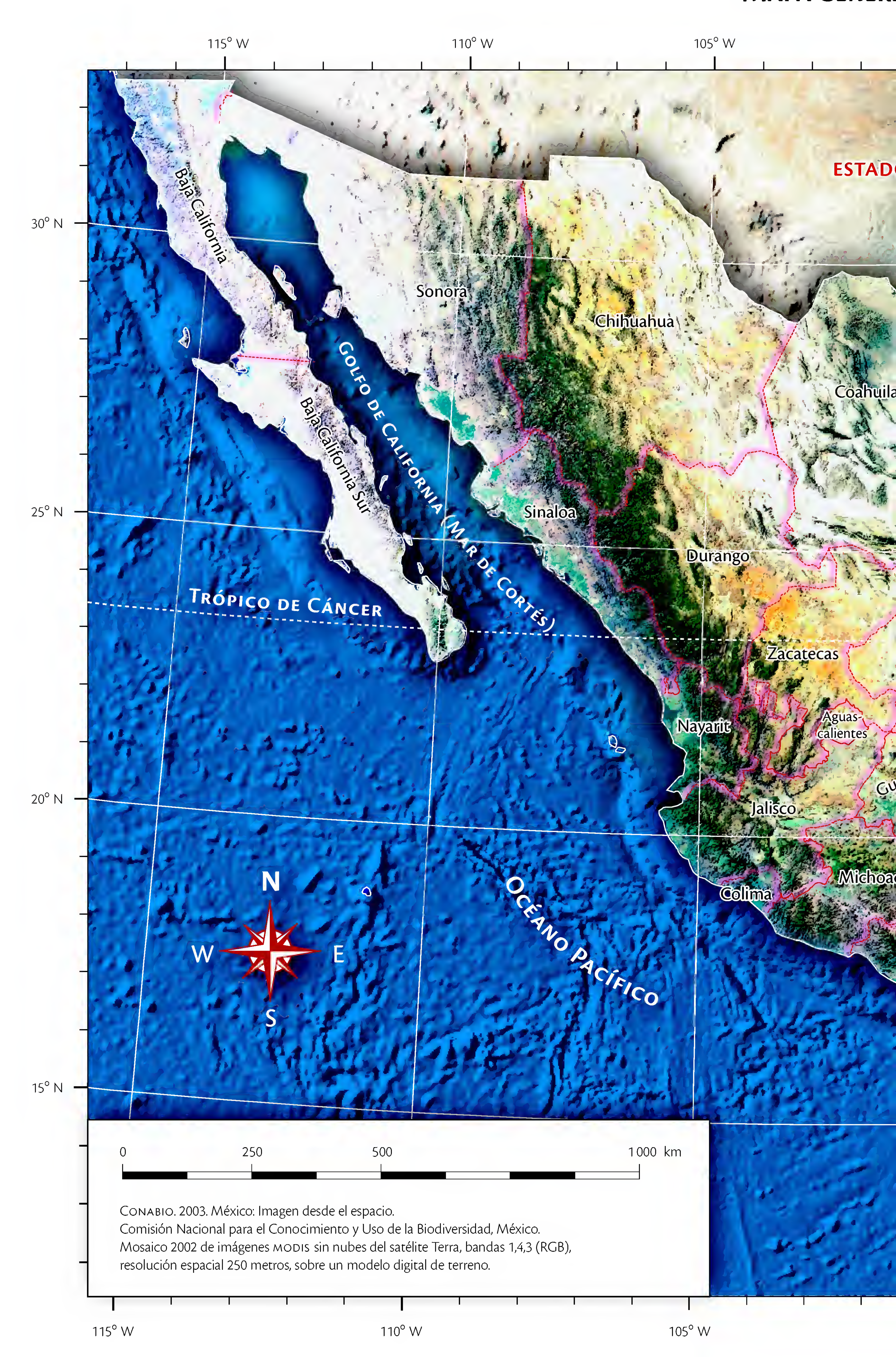
Ruggiero, Adriana
Laboratorio Ecotono, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Conicet, (Argentina)

Sarukhán, José
Instituto de Ecología, unam

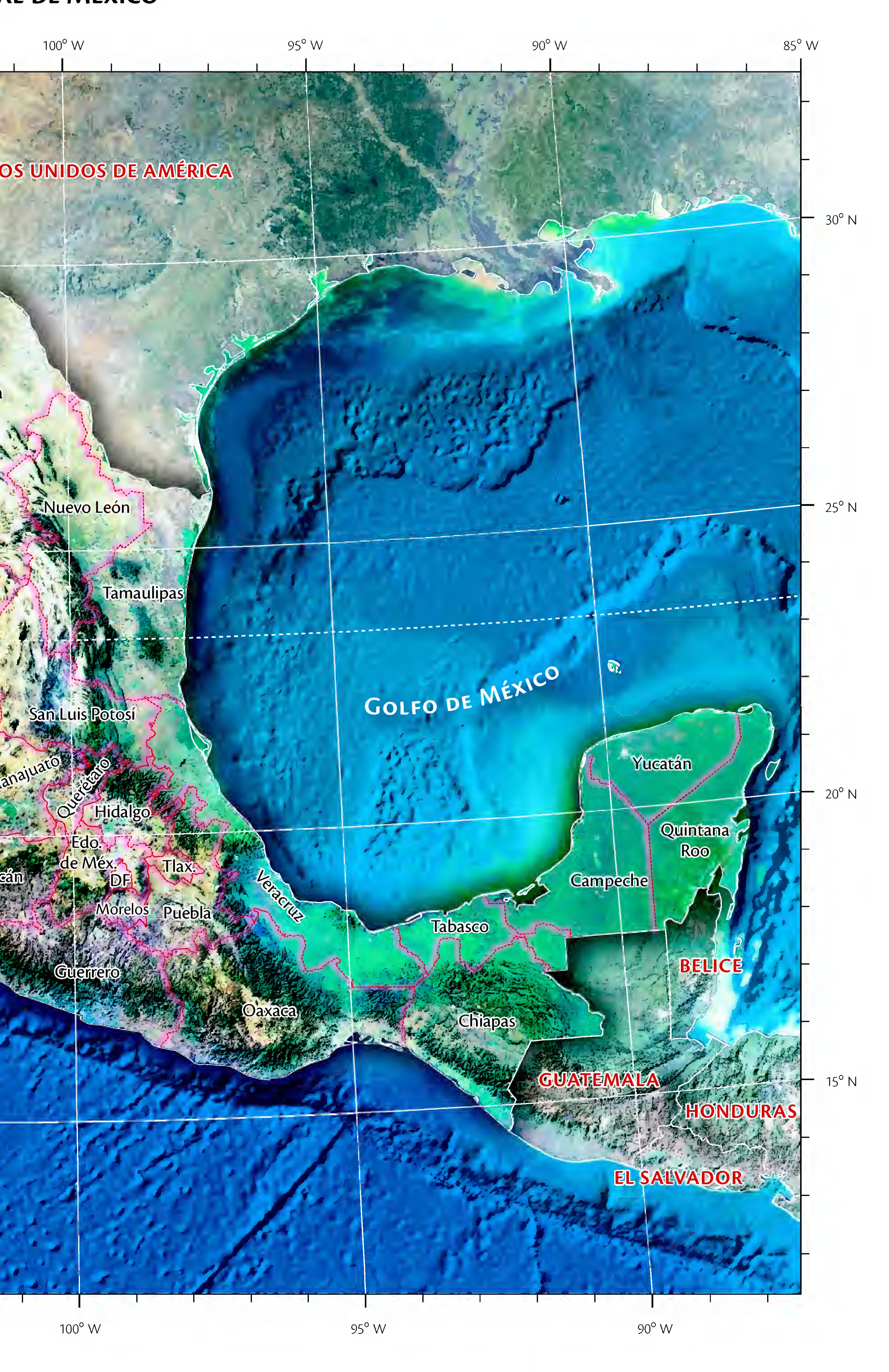
Sour Tovar, Francisco
Museo de Paleontología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, unam

Zizumbo Villarreal, Daniel
cicy





Conabio. 2003. México: Imagen desde el espacio.
Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
Mosaico 2002 de imágenes modis sin nubes del satélite Terra, bandas 1,4,3 (RGB), resolución espacial 250 metros, sobre un modelo digital de terreno.



100° W
95° W
90° W
85° W
30° N
25° N
20° N
15° N
os Unidos de América
Nuevo León
Tamaulipas
San Luis Potosí
anajuato
Querétaro
Hidalgo
Edo.
de Méx.
cán
DF
Tlax.
Morelos
Puebla
Veracruz
Guerrero
Oaxaca
Golfo de México
Yucatán
Quintana
Roo
Campeche
Tabasco
Chiapas
BELICE
GUATEMALA
HONDURAS
EL SALVADOR
100° W
95° W
90° W

Apéndice 1.1

Especies endémicas y características de las provincias biogeográficas de México

Especie o taxón	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
	CAL	SMO	SME	ENV	SMS	SMC	SOC	OAX	BCA	CAB	SON	APN	APS	PAC	BLS	TAM	CGM	PET	YUC
Helechos y plantas afines																			
Adiantum emarginatum	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Adiantum galeottianum	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Adiantum jordanii	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Adiantum mcvaughii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Adiantum oaxacanum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	s	0	0
Adiantum tricholepis	0	1	1	1	1	1*	1*	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Adiantum shepherdii	0	0	0	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anemia affinis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anemia colimensis	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anemia jaliscana	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anemia karwinskyana	0	0	0	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anemia mexicana var. *makrinii*	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anemia munchii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	s	0	0
Anemia semihirsuta	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Argyrochosma formosa	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Argyrochosma pallens	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Argyrochosma peninsularis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aspidotis californica	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aspidotis meifolia	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium arcanum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	n	0	0	0	0	0
Asplenium blepharodes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium cuspidatum	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium fibrillosum	0	0	0	c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium flabellulatum var. *flabellulatum*	0	0	0	0	0	1*	1*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium flabellulatum var. *partitum*	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Asplenium gentryi	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium lamprocaulon	0	0	0	0	0	1*	1*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium monodon	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium muenchii	0	0	0	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium oligosorum	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium septentrionale	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium sessilifolium var. *occidentale*	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium solmsii	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium sphaerosporum	0	0	Fs	Fw	0	F*	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium stolonipes	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asplenium yelagagense	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Astrolepis crassifolia	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Athyrium arcuatum	0	0	Fs	Fcw	0	F*	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Athyrium bourgaei	0	0	Fs	Fw	0	F*	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Athyrium palmense	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Blechnum schiedeanum	0	A	A	A	A	A*	A*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bolbitis hastata	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Campyloneurum ensifolium	0	A	A	A	A	A	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Campyloneurum tenuipes	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Campyloneurum xalapense	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ceradenia pruinosa	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes aemula	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes allosuroides	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes angustifolia	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes arizonica	0	n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes aurantiaca	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes aurea var. *aurea*	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes aurea var. *palmeri*	0	0	0	w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes brachypus	0	1	1	1	1	1*	1*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Cheilanthes brandegeei	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes clevelandii	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes complanata var. *complanata*	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes complanata var. *interrupta*	0	0	0	0	c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes decomposita	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes hintoniorum	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes horridula	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1*	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes leucopoda	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes lindheimeri	0	E*	E*	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes longipila var. *brevipila*	0	0	0	0	c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes lozanoi var. *lozanoi*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Cheilanthes lozanoi var. *seemanii*	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes marsupianthes	0	0	0	e	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes mexicana	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes newberryi	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes peninsularis var. *peninsularis*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes pringlei var. *pringlei*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes pringlei var. *moncloviensis*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Cheilanthes villosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1*	0	0	0	0	0	0	0
Ctenitis baulensis	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ctenitis bullata	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ctenitis chiapasensis	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ctenitis equestris var. *erosa*	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ctenitis erinacea	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ctenitis melanosticta	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ctenitis mexicana	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ctenitis salvinii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	s	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Ctenitis ursina	0	0	0	0	0	1*	1*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyathea bicrenata	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyathea costaricensis	0	0	Fs	Fw	0	F*	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyathea divergens var. *tuerckheimii*	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diplazium errans	0	0	0	0	c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diplazium hellwigii	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diplazium puberulentum	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diplazium ternatum	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diplazium vera-pax	0	0	B	Be	0	B*	B*	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dryopteris cinnamomea	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dryopteris maxonii	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum alansmithii	0	0	0	0	0	1*	1*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum albomarginatum	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum dissitifrons	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum erinaceum var. *occidentale*	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum glaucum	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum gratum	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum guatemalense	0	0	B	Be	0	B*	B*	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum ipshookense	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum jaliscanum	0	0	0	w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum latum	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum leonardii	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum manantlanense	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum monicea	0	0	0	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum muelleri	0	A	A	A	A	A	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum obscurum	0	0	0	e	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum potosianum	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum pringlei	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Elaphoglossum rufescens	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum rzedowskii	0	1	0	*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum sartorii	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum seminudum	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum tenuifolium	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elaphoglossum vestitum	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Huperzia cuernavacensis	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Huperzia orizabae	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Huperzia pringlei	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Isoetes mexicana	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Isoetes montezumae	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Isoetes orcuttii	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Isoetes pallida	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Isoetes pringlei	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lellingeria prionodes	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melpomene leptostoma	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melpomene zempoaltepetlensis	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notholaena affinis	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notholaena aschenborniana	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	E	E	0	0	0	0	0	0
Notholaena bryopoda	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notholaena californica subsp. *leucophylla*	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notholaena candida	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notholaena copelandii	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notholaena galeottii	0	A	A	A	A	A*	A*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notholaena grayi	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notholaena greggii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Notholaena jacalensis	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notholaena lemmonii var. *australis*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Notholaena leonina	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Notholaena neglecta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Notholaena standleyi	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0
Pecluma alfredii var. *cupreolis*	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pecluma atra	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pecluma ferruginea	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pellaea intermedia	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pellaea mucronata	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pellaea notabilis	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pellaea pringlei	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pellaea ribae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Pellaea villosa	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pellaea wrightiana	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phanerophlebia gastonyi	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phanerophlebia macrosora	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phanerophlebia pumila	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phanerophlebia nobilis	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phanerophlebia remostipora	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phanerophlebia umbonata	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pecluma alfredii var. *occidentalis*	0	s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pleopeltis angusta var. *angusta*	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pleopeltis angusta stenoloma	0	0	B	Be	0	B	0	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pleopeltis conzattii	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pleopeltis crassinervata	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pleopeltis fallax	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1*	0	0
Pleopeltis mexicana	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pleopeltis polylepis var. *erytholepis*	0	En	En	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pleopeltis polylepis var. *interjecta*	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pleopeltis polylepis var. *polylepis*	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Polypodium alansmithii	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium arcanum var. *septentrionale*	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium chiapense	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium christensenii	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium collinsii	0	0	0	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium conterminans	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium cryptocarpon	0	0	Fs	Fw	0	F*	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium eatonii	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium echinolepis	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium eperopeutes	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium fallacissimum	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium guttatum	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium hartwegianum	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium plebeium	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium plesiosorum	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium fissidens	0	0	0	0	0	1*	1*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium fraternum	0	A	A	A	A	A	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium hispidulum	0	0	0	0	0	1*	1*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium lepidotrichum	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium liebmannii	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium lindenianum	0	0	0	0	0	1*	1*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium longepinnulatum	0	A	A	A	A	A	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium muenchii	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium polypodioides var. *aciculare*	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium praetermissum	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium puberulum	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium pyrrholepis	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium rhachipterygium	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	**Zona de Transición Mexicana de Montaña**						**Neotrópico árido**						**Neotrópico húmedo y subhúmedo**					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Polypodium rhodopleuron	0	A	A	A	A	A	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium rosei	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium rzedowskianum	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium sanctae-rosae	0	A	A	A	A	A	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polypodium subpetiolatum	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polystichum distans	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polystichum erythrosorum	0	0	0	0	0	1*	1*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polystichum fournieri	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polystichum ordinatum	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polystichum rachichlaena	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polystichum speciosissimum	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polystichum turrialbae	0	0	0	c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pteridium aquilinum var. *feii*	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pteris erosa	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pteris orizabae	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pteris pulchra	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sphaeropteris horrida	0	0	Fs	Fw	0	F*	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gimnospermas																			
Abies durangensis var. *coahuilensis*	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abies durangensis var. *durangensis*	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abies guatemalensis var. *jaliscana*	0	0	0	w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abies hickelii var. *oaxacana*	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abies religiosa	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abies vejarii	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ceratozamia euryphyllidia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Ceratozamia hildae	0	0	s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ceratozamia mexicana var. *miqueliana*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Ceratozamia sabatoi	0	0	s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ceratozamia zaragozae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo						
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Cupressus arizonica var. *montana*	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cupressus arizonica var. *stephensonii*	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cupressus guadalupensis var. *forbesii*	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cupressus lusitanica	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cupressus lusitanica var. *benthamii*	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ephedra antisyphilitica	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ephedra aspera	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0
Ephedra californica	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Ephedra compacta	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Ephedra pedunculata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Ephedra trifurca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*	1*	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus angosturana	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus californica	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus coahuilensis var. *coahuilensis*	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus comitana	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus deppeana var. *deppeana*	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus deppeana var. *pachyphlaea*	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus deppeana var. *robusta*	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus deppeana var. *zacatecensis*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Juniperus durangensis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus flaccida var. *poblana*	0	0	0	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus gamboana	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus pinchotii	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus saltillensis	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus scopulorum	0	n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus standleyi	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus arizonica var. *arizonica*	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus arizonica var. *cooperi*	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus arizonica var. *stormiae*	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Pinus attenuata	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus ayacahuite var. *ayacahuite*	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus ayacahuite var. *veitchii*	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus cembroides var. *bicolor*	0	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	E	0	0	0	0	0	0
Pinus cembroides subsp. *cembroides*	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus cembroides subsp. *lagunae*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus contorta var. *murrayana*	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus coulteri	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus culminicola	0	0	n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus devoniana	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus douglasiana	0	Cs	0	Cw	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus durangensis	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus engelmannii	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus flexilis var. *reflexa*	0	0	n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus greggii	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus hartwegii	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus herrerae	0	C	0	Cw	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus jeffreyi	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus lambertiana	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus lawsonii	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus leiophylla var. *chihuahuana*	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus leiophylla var. *leiophylla*	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus lumholtzii	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus maximinoi	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus monophylla	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus montezumae var. *gordoniana*	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus montezumae var. *montezumae*	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus nelsonii	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus oocarpa var. *oocarpa*	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Pinus patula	0	0	Bs	Be	Be	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus patula var. *patula*	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus pinceana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Pinus pringlei	0	0	0	D	D	0	0	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus pseudostrobus f. protuberans	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus pseudostrobus var. *apulcensis*	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus pseudostrobus var. *pseudostrobus*	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus quadrifolia	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus remota	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Pinus strobiformis	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus strobus var. *chiapensis*	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus teocote	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Taxus globosa	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zamia purpurea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Zamia soconuscensis	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Angiospermas																			
Agave americana var. *oaxacensis*	0	0	0	0	e	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agave cupreata	0	0	0	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agave durangensis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agave horrida	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agave inaequidens	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agave karwinskii	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agave kewensis	0	0	0	0	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agave lophantha	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agave marmorata	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agave potatorum	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agave rhodacantha	0	Cs	0	Cw	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agave salmiana subsp. *crassispina*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agave striata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	n	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Agave stricta	0	0	0	0	0	0	0	e	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agave tenuifolia	0	0	sw	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alnus acuminata	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alnus arguta	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alnus firmifolia	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alnus oblongifolia	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Amyris cordata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1*	0	0	0
Amyris texana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arbutus glandulosa	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arbutus occidentalis var. *occidentalis*	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Beaucarnea goldmanii	0	0	0	0	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bletia purpurea	0	A	A	A	A	A	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bursera aptera	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Bursera arborea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Bursera arida	0	0	0	0	0	0	0	e	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bursera ariensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Bursera bicolor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Bursera biflora	0	0	0	0	0	0	0	e	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bursera bipinnata	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Bursera bolivarii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	e	0	0	0	0
Bursera bonetii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	em	0	0	0	0
Bursera cerasifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bursera citronella	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Bursera copallifera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Bursera coyucensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	w	0	0	0	0
Bursera crenata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	w	0	0	0	0
Bursera chemapodicta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	em	0	0	0	0
Bursera discolor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Bursera epinnata	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Bursera excelsa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Bursera filicifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Bursera fragilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Bursera fragrantissima	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	w	0	0	0	0
Bursera glabrifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Bursera grandifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Bursera heteresthes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Bursera hindsiana	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Bursera hintonii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Bursera infernidialis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	w	0	0	0	0
Bursera instabilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Bursera lancifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Bursera laxiflora	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Bursera linanoe	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	e	0	0	0	0
Bursera longipes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Bursera microphylla	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Bursera mirandae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	e	0	0	0	0
Bursera paradoxa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	w	0	0	0	0
Bursera penicillata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Bursera sarcopoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Bursera sarukhanii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	w	0	0	0	0
Bursera steyermarkii	0	0	0	0	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bursera submoniliformis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Bursera trifoliolata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	w	0	0	0	0
Bursera trimera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	w	0	0	0	0
Bursera vejar-vazquezii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	e	0	0	0	0
Bursera velutina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	w	0	0	0	0
Bursera xochipalensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	e	0	0	0	0
Carnegiea gigantea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Clethra alcoceri	0	A	A	A	A	A	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Clethra glaberrima	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Clethra suaveolens	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coryphantha bumamma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Coryphantha clavata subsp. *clavata*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha clavata subsp. *stipitata*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha compacta	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Coryphantha delaetiana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha delicata	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha durangensis subsp. *durangensis*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha durangensis subsp. *cuencamensis*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha echinoidea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha echinus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha erecta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha georgii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha glanduligera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha glassii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha gracilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Coryphantha hintoniorum subsp. *hintoniorum*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha hintoniorum subsp. *geoffreyi*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha jalpanensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha kracikii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha longicornis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha macromeris subsp. *macromeris*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha macromeris subsp. *runyonii*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo						
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Coryphantha maiz-tablasensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha neglecta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Coryphantha nickelsiae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Coryphantha octacantha	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha ottonis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Coryphantha pallida subsp. *pallida*	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coryphantha pallida subsp. *calipensis*	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coryphantha poselgeriana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha potosiana	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha pseudoechinus subsp. *pseudoechinus*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Coryphantha pseudoechinus subsp. *laui*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Coryphantha pseudonickelsiae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Coryphantha pulleineana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha pycnacantha	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha radians	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha ramillosa subsp. *ramillosa*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha ramillosa subsp. *santarosa*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Coryphantha recurvata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Coryphantha retusa subsp. *retusa*	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coryphantha retusa subsp. *elephantidens*	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha robustispina subsp. *robustispina*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Coryphantha robustispina subsp. *scheeri*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Coryphantha salinensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Coryphantha sulcata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Coryphantha tripugionacantha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Coryphantha vaupeliana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha vogtherriana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha werdermannii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coryphantha wohlschlageri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Disocactus macdougallii	0	0	0	0	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Encyclia nematocaulon	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Lophophora williamsii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Partenium argentatum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Prosopis articulata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Prosopis glandulosa var. *glandulosa*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Prosopis glandulosa var. *torreyana*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Prosopis juliflora	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Prosopis laevigata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Prosopis palmeri	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Prosopis reptans var. *cinerascens*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Prosopis tamaulipana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Prosopis juliflora var. *velutina*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudosmodingium virletii	0	0	sw	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus acutifolia	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus xalapensis	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus agrifolia	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus ajoensis	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus albocincta	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus hintonii	0	0	0	cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus benthamii	0	0	0	0	0	1*	1*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus brandegeei	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus canbyi	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus candicans	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus castanea	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Quercus cedrosensis	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus chihuahuensis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus chrysolepis	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus coahuilensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Quercus coccolobifolia	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus conspersa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus convallata	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus cornelius-mulleri	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus crassifolia	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus crassipes	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus crispipilis	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus cupreata	0	0	n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus deliquescens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Quercus depressipes	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus devia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus dumosa	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus duratifolia	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus dysophylla	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus engelmanii	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus flocculenta	0	0	n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus galeanensis	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus greggii	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus hintonii	0	0	0	cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus hintoniorum	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus hypoleuca	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus hypoxantha	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus insignis	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus intricata	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus invaginata	0	0	n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Especie o taxón	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
	CAL	SMO	SME	ENV	SMS	SMC	SOC	OAX	BCA	CAB	SON	APN	APS	PAC	BLS	TAM	CGM	PET	YUC
Quercus laceyi	0	0	n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus laeta	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus lancifolia	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus laurina	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus leiophylla	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus liebmannii	0	0	0	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus macdougallii	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus macvaughii	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus magnoliifolia	0	Cs	0	Cw	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus mexicana	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus microphylla	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus miquihuanensis	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus obtusata	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus oleoides	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Quercus palmeri	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus peduncularis	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus peninsularis	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus perpallida	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus polymorpha	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus potosina	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus praineana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	n	0	0	0	0	0
Quercus pungens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Quercus radiata	0	s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus rhysophylla	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus rubramenta	0	0	0	0	c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus rugosa	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus salicifolia	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus saltillensis	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus sapotiifolia	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Quercus scytophylla	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus segoviensis	0	0	0	0	0	1*	1*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus sideroxyla	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus sinuata var. *breviloba*	0	0	n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus skinneri	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus splendens	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus subspathulata	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus tarahumara	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus tinkhamii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Quercus toumeyi	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus turbinella	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus undata	0	s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quercus urbanii	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Selenicereus chrysocardium	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tillandsia chiapensis	0	0	0	0	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tillandsia juerg-rutschmannii	0	0	0	0	0	0	n	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coleópteros																			
Cicindela fera	0	A	A	A	A	A	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cicindela aeneicollis	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mariposas																			
Paramacera chinanteca	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pterourus esperanza	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anfibios																			
Ambystoma altamirani	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ambystoma bombypellum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ambystoma dumerili	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ambystoma granulosum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ambystoma lermaensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ambystoma mexicanum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Ambystoma rivulare	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ambystoma rosaceum	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ambystoma taylori	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ambystoma tigrinum velascoi	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chiropterotriton arboreus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chiropterotriton lavae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chiropterotriton magnipes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chiropterotriton multidentatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chiropterotriton priscus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eleutherodactylus alfredi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	s	0	0
Eleutherodactylus angustidigitorum	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eleutherodactylus berkenbuschii	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eleutherodactylus decoratus	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eleutherodactylus longipes	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eleutherodactylus verrucipes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hyla arborescandens	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hyla bistincta	0	0	0	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hyla ebraccata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	s	0	0
Hyla euphorbiacea	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hyla miotympanum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoeurycea brunnata	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoeurycea cochranae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoeurycea goebeli	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoeurycea smithi	0	0	0	0	w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudoeurycea unguidentis	0	0	0	0	w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rana yavapaiensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Reptiles																			
Abronia graminea	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abronia lythrochila	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Abronia matudai	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abronia mixteca	0	0	0	0	w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abronia oaxacae	0	0	0	0	w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abronia ochoterenai	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abronia smithi	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Barisia imbricata	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus cerastes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus durissus tzabcan	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Crotalus enyo	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus lepidus	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus lepidus castaneus	0	0	ne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus lepidus morulus	0	0	ne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus molossus	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus molossus oaxacus	0	0	0	0	0	0	0	e	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus polystictus	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus pricei	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus pricei miquihuanus	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus ruber lucasensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus scutulatus salvini	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus scutulatus scutulatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Crotalus tigris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Crotalus willardi	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gerrhonotus liocephalus	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phrynosoma coronatum	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phrynosoma douglasi	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phrynosoma mcallii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Phrynosoma modestum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Phrynosoma orbiculare	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phrynosoma orbiculare boucardii	0	0	sw	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Especie o taxón	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
	CAL	SMO	SME	ENV	SMS	SMC	SOC	OAX	BCA	CAB	SON	APN	APS	PAC	BLS	TAM	CGM	PET	YUC
Phrynosoma orbiculare cortezii	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phrynosoma orbiculare orientale	0	0	ne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phrynosoma solare	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Phrynosoma taurus	0	0	0	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sceloporus cozumelae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Sceloporus chrysostictus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Sceloporus dugesii intermedius	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sceloporus formosus scitulus	0	0	0	0	w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sceloporus grammicus grammicus	0	0	0	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sceloporus hunsakeri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sceloporus jarrovii jarrovii	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sceloporus lundelli	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Sceloporus megalepidurus pictus	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sceloporus orcutti	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sceloporus parvus scutulatus	0	0	se	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sceloporus salvini	0	0	Fs	Fw	0	F	0	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sceloporus scalaris	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sceloporus scalaris scalaris	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sceloporus serrifer cyanogenys	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Sceloporus serrifer plioporus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Sceloporus torquatus melanogaster	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Sceloporus variabilis marmoratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Sceloporus variabilis variabilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thamnophis cyrtopsis	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thamnophis eques	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thamnophis exsul	0	0	ne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thamnophis hammondii	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thamnophis mendax	0	0	ne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thamnophis rufipunctatus	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
Especie o taxón	**CAL**	**SMO**	**SME**	**ENV**	**SMS**	**SMC**	**SOC**	**OAX**	**BCA**	**CAB**	**SON**	**APN**	**APS**	**PAC**	**BLS**	**TAM**	**CGM**	**PET**	**YUC**
Thamnophis valida isabellae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Thamnophis valida valida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	n	0	0	0	0	0
Urosaurus bicarinatus anonymorphus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Urosaurus bicarinatus nelsoni	0	0	0	0	w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Urosaurus bicarinatus tuberculatus	0	Cs	0	Cw	C	0	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Urosaurus nigricaurus	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Urosaurus ornatus caeruleus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Urosaurus ornatus lateralis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Urosaurus ornatus schmidti	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Xenosaurus newmanorum	0	0	se	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Xenosaurus platyceps	0	0	sw	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aves																			
Campylorhynchus brunneicapillus affinis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Campylorhynchus megalopterus	0	0	0	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hylocharis xantusii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pipilo fuscus	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pipilo maculatus magnirostris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pipilo ocai	0	0	0	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mamíferos																			
Neotoma mexicana navus	0	0	nw	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Neotoma mexicana picta	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus californicus	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus difficilis difficilis	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus eremicus eremicus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus furvus	0	0	B	Be	0	B	B	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus gratus gentilis	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus gratus gratus	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus gratus zapotecae	0	0	0	0	w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Especie o taxón	Región Neártica	Zona de Transición Mexicana de Montaña						Neotrópico árido						Neotrópico húmedo y subhúmedo					
	CAL	SMO	SME	ENV	SMS	SMC	SOC	OAX	BCA	CAB	SON	APN	APS	PAC	BLS	TAM	CGM	PET	YUC
Peromyscus leucopus castaneus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Peromyscus madrensis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus maniculatus blandus	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus maniculatus gambelii	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus melanophrys zamorae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus melanotis	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus mexicanus putlaensis	0	0	0	0	w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus mexicanus saxatilis	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus mexicanus teapensis	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Peromyscus yucatanicus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Peromyscus yucatanicus yucatanicus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Peromyscus yucatanicus badius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Oryzomys melanotis	0	A	A	A	A	A	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Reithrodontomys chrysopsis chrysopsis	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Reithrodontomys fulvescens mustelinus	0	0	0	D	D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Reithrodontomys fulvescens griseoflavus	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Reithrodontomys megalotis megalotis	0	E	E	E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Romerolagus diazi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sylvilagus floridanus yucatanicus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1

Nota: la categoría infraespecífica en el caso de animales corresponde en todos los casos a la subespecie.

CAL, California; SMO, Sierra Madre Occidental; SME, Sierra Madre Oriental; ENV, Eje Neovolcánico; SMS, Sierra Madre del Sur; SMC, Sierra Madre de Chiapas; SOC, Soconusco; OAX, Oaxaca; BCA, Baja California; CAB, Cabo; SON, Sonora; APN, Altiplano Norte; APS, Altiplano Sur; PAC, Costa del Pacífico; BLS, Balsas; TAM, Tamaulipas; CGM, Costa del Golfo de México; PET, Petén; YUC, Yucatán.

Apéndice 3.1a

Ecorregiones terrestres de México 2007
[metadatos y mapa (coordenadas geográficas)]

Datos generales

Cita de la información: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto Nacional de Ecología. 2007. Ecorregiones terrestres de México. Escala 1 : 1 000 000. México.

De forma abreviada puede citarse así: INEGI, CONABIO e INE. 2007. Ecorregiones terrestres de México. Escala 1 : 1 000 000. México.

Resumen: Este mapa es producto de un par de talleres nacionales de expertos, más una reunión bilateral. Los talleres fueron convocados por la CONABIO, el INEGI y el INE. La reunión bilateral se realizó entre miembros de la CONABIO y del INEGI para efectuar ajustes a algunas de las ecorregiones.

El primer taller de expertos fue realizado los días 24 y 25 de febrero de 2005, y el segundo el 30 de marzo de 2005. Se tomaron como puntos de partida dos mapas de ecorregiones: el de la Comisión para la Cooperación Ambiental de América del Norte (CCA) nivel III (1997) y el del World Wildlife Fund (1997); el objetivo fue llegar a un consenso entre los expertos en la definición y delimitación de ecorregiones y producir un mapa único a escala 1 : 1 000 000. El mapa base utilizado para la delimitación de las ecorregiones fue el Mapa de Vegetación Primaria del INEGI (2003), complementándose con los mapas de ecorregiones antes citados; asimismo, se empleó cartografía temática de climas (García-CONABIO, 1998a, b, c), edafología (INEGI, 2005) geología (INEGI, 2002) y topografía (INEGI, 2000).

La reunión bilateral entre el INEGI y la CONABIO se efectuó el 18 de enero de 2007 y en ella se definieron los ajustes finales para este mapa, particularmente en las ecorregiones de los desiertos septentrionales del país.

Objetivos: Contar con un mapa oficial de las ecorregiones de México a escala 1 : 1 000 000, presentado dentro de un sistema jerárquico anidado y congruente con los tres niveles de regionalización propuestos por la CCA (1997). El mapa presenta un cuarto nivel que no añade detalle en los trazos pero sí aumenta el número de divisiones ecorregionales (nivel hasta hoy exclusivo de México para la escala 1 : 1 000 000).

Datos complementarios: Miembros de los talleres y reuniones:

Primer Taller. Grupo de expertos (por orden alfabético): Gerardo Bocco (INE), Antony Challenger (Semarnat), Rodolfo Dirzo (IE-UNAM), Exequiel Ezcurra (INE), Gerardo García Contreras (Pronatura, Yucatán), Carlos Galindo-Leal (WWF), Francisco González Medrano (UNAM y UAM-X), Guillermo Ibarra (Cieco, UNAM), Ruth Jiménez (CI), Patricia Koleff (CONABIO), Ignacio J. March (TNC), Jorge A. Meave (FC-UNAM), Carlos Montaña (Instituto de Ecología, A.C.), Francisco Takaki (INEGI), Irma Trejo (IG-UNAM), Vicente Valdez (Pronatura Noreste), Alejandro Velázquez Montes (IG-UNAM), Arturo Victoria Hernán-

dez (INEGI), Jorge Carranza S. (Conanp), Claudia Aguilar Zúñiga (CONABIO). Grupo técnico facilitador de la CONABIO: Marcia Tambutti, Enrique Muñoz, José M. Espinoza, Melanie Kolb, Norma Moreno, Daniel Ocaña y Pedro Maeda.

Segundo Taller. Grupo de expertos: Gerardo Bocco (INE), Antony Challenger (Semarnat), Rodolfo Dirzo (IE-UNAM), Exequiel Ezcurra (Museo de Historia Natural de San Diego. California, EUA), Francisco González Medrano (UNAM y UAM-X), Guillermo Ibarra (Cieco, UNAM), Patricia Koleff (CONABIO), Ignacio J. March (TNC), Jorge A. Meave (FC-UNAM), Francisco Takaki (INEGI), Irma Trejo (IG-UNAM), Vicente Valdez (Pronatura Noreste), Alejandro Velázquez Montes (IG-UNAM), Arturo Victoria Hernández (INEGI). Grupo técnico facilitador de la CONABIO: Marcia Tambutti, Enrique Muñoz, José M. Espinoza, Melanie Kolb, Daniel Ocaña y Pedro Maeda.

Reunión Bilateral INEGI-CONABIO. Por parte del INEGI: Francisco Takaki, Francisco Javier Jiménez Nava, Arturo Victoria Hernández, Carlos Zermeño Benítez, José Luis Ornelas, Martín Niño, Eliseo G. Guerrero, Alberto Rodríguez Ávalos y E. Francisco Mendoza de la Torre. Por parte de la CONABIO: Exequiel Ezcurra (Museo de Historia Natural de San Diego. California, EUA), Patricia Koleff, Marcia Tambutti, Daniel Ocaña y Pedro Maeda.

FORMATO DEL DATO GEOESPACIAL: Shapefile. Formato vectorial compuesto por cuatro archivos (shp, shx, dbf, prj)

TIEMPO COMPRENDIDO: Febrero de 2005 a marzo de 2007

NIVEL DE AVANCE: Terminado

MANTENIMIENTO: Desconocido

TAMAÑO EN *BYTES*: 11 399 168

Ubicación geográfica

ÁREA GEOGRÁFICA: Nacional

COORDENADAS EXTREMAS: Oeste: −118.365173° Este: −86.710754° Norte: 32.717319° Sur: 14.533130°

Restricciones

ACCESO: Sin restricciones

USO: Sin restricciones, citando la fuente

Ambiente de trabajo

SOFTWARE Y HARDWARE: SIG ArcInfo, versión 9.2

SISTEMA OPERATIVO: SUNW, Sun-Fire-V890; sparc; sun4u

RUTA Y NOMBRE ARCHIVO: ecort07gn.shp

REQUERIMIENTOS TÉCNICOS: Tener sistemas compatibles con archivos Shapefile

Calidad de los datos

Metodología: Gabinete

Descripción del proceso: Para la generación de las ecorregiones se organizaron dos talleres a los que fueron convocados prominentes especialistas en el tema, quienes aportaron sus opiniones e información. Con el propósito de integrar la información disponible se formaron grupos de trabajo para áreas específicas del país; el resultado de este trabajo sirvió como base para la elaboración de la cobertura digital. Se usaron los polígonos de vegetación primaria del mapa de INEGI (2003), mediante la selección de los polígonos que conformarían cada ecorregión, tomando como primer criterio la cercanía a los trazos de las ecorregiones de nivel III de la CCA (1997), pero con la libertad de que dichos trazos se modificaran en los casos en que el grupo de expertos así lo decidiera. Posteriormente se realizó una disolución de trazos innecesarios hacia el interior de cada ecorregión, para generar polígonos únicos. Cabe señalar que desde el primer taller se decidió que existirían algunas ecorregiones que podrían estar disyuntas y conformadas por varios polígonos de extensión variable. Tras un periodo de edición, la cobertura digital se envió como una propuesta preliminar para su valoración por parte de los expertos, quienes se reunieron en un segundo taller para corroborar o corregir la delimitación de cada una de las ecorregiones. Tras su corrección y edición, el mapa se liberó como una versión consenso preliminar. El acuerdo fue que esta definición de ecorregiones correpondería al nivel III de las Regiones ecológicas de América del Norte de la CCA (1997). No obstante, al reunirse el grupo de trabajo de la CCA en New Port, Oregon (del 12 al 14 de abril de 2006) se consideró que el mapa tenía demasiado detalle en cuanto al número de regiones para ese nivel, razón por la que se redujo el número de ecorregiones de 76 a 40. Por esta adecuación, el INEGI y la Conabio decidieron respetar el acuerdo emanado de la reunión de New Port y pasar las ecorregiones terrestres de México resultantes de los talleres a un nivel IV. Paralelamente a los cambios hechos en la reunión de New Port, el mapa de ecorregiones terrestres de nivel III resultado de los talleres, fue criticado respecto a la delimitación de los desiertos de Sonora, Chihuahua y Baja California por Exequiel Ezcurra. Tras una revisión de los argumentos a favor y en contra de las delimitaciones de estas regiones y de aclarar que la delimitación para México se haría al nivel IV, se decidió hacer un encuentro bilateral entre el INEGI, el Dr. Ezcurra y la Conabio para resolver las diferencias y llegar así a una versión final del mapa que satisfaría a las partes en desacuerdo. Para la delimitación de algunas ecorregiones se usaron trazos de los Datos Vectoriales Topográficos, Datos Vectoriales Edafológicos y Datos Vectoriales Geológicos de INEGI (2000), seleccionando el o los trazos necesarios para generar el límite correspondiente. El trazo o trazos seleccionados fueron extraídos del mapa fuente e incorporados al mapa de ecorregiones.

Referencia del dato: Regiones Ecológicas de América del Norte, hacia una pesrpectiva común [Ecorregiones de América del Norte (CCA 1997)]

Escala original: 1:4 000 000
Formato original: Digital

Referencia del dato: Conjunto de Datos Vectoriales de la Carta de Vegetación Primaria. Escala 1:1 000 000 (Niveles I y II) [Carta de Vegetación Primaria (INEGI 2003)]
Escala original: 1:1 000 000
Formato original: Digital

Referencia del dato: Ecorregiones de México, Escala 1:1 000 000 [Ecorregiones de México (WWF 1997)]
Escala original: 1:1 000 000
Formato original: Digital

Referencia del dato: Conjunto de Datos Vectoriales de la Serie Topográfica. Escala 1:1 000 000 [Datos Vectoriales Topograficos (INEGI 2000)]
Escala original: 1:1 000 000
Formato original: Digital

Referencia del dato: Conjunto de Datos Vectoriales Geológicos. Continuo Nacional. Escala 1:1 000 000 [Datos Vectoriales Geológicos - Continuo Nacional (INEGI, 2002)]
Escala original: 1:1 000 000
Formato original: Digital

Información de los datos espaciales

Estructura del dato: Vector

Tipo del dato: Polígonos

Número total del dato: 888

Proyección cartográfica

Sistema de coordenadas: Geográfica

Nombre de la proyección: Sistema de Coordenadas Geográfico

Información geodésica

Datum horizontal: Datum de Norte América de 1927 (NAD27)

Nombre del elipsoide: Clarke 1866

Atributos del mapa

Nombre de entidad (tabla): ecort07gn.dbf

Descripción de la entidad: La tabla da cuenta del anidamiento de las ecorregiones en cuatro niveles jerárquicos, así como de su enumeración y denominación. Existen siete ecorregiones de nivel 1, 22 de nivel 2, 39 de nivel 3 y 99 de nivel 4 para México.

Nombre del atributo: FID
Definición del atributo: Identificador autonumérico de la cobertura

Tipo de dato: Numérico
Unidades de medida:
Origen del atributo: Generado por ArcInfo

Nombre del atributo: Shape
Definición del atributo: Geometría
Tipo de dato: Carácter
Unidades de medida:
Origen del atributo: Generado por ArcInfo

Nombre del atributo: AREA
Definición del atributo: Superficie calculada en grados decimales al cuadrado
Tipo de dato: Numérico
Unidades de medida: Grados decimales al cuadrado
Origen del atributo: Calculado por ArcInfo

Nombre del atributo: PERIMETER
Definición del atributo: Perímetro calculado en grados decimales
Tipo de dato: Numérico
Unidades de medida: Grados decimales
Origen del atributo: Calculado por ArcInfo

Nombre del atributo: ER060307_I
Definición del atributo: Identificador autonumérico de la cobertura de ecorregiones terrestres inicial y sin ediciones
Tipo de dato: Numérico
Origen del atributo: Generado por ArcInfo

Nombre del atributo: CVEECON1
Definición del atributo: Clave de la ecorregión terrestre de nivel 1
Tipo de dato: Numérico
Origen del atributo: Datos del proyecto

Nombre del atributo: DESECON1
Definición del atributo: Nombre de la ecorregión de nivel 1
Tipo de dato: Carácter
Origen del atributo: Datos del proyecto

Nombre del atributo: CVEECON2
Definición del atributo: Clave de la ecorregión terrestre de nivel 2
Tipo de dato: Numérico
Origen del atributo: Datos del proyecto

Nombre del atributo: DESECON2
Definición del atributo: Nombre de la ecorregión de nivel 2
Tipo de dato: Carácter
Origen del atributo: Datos del proyecto

Nombre del atributo: CVEECON3
Definición del atributo: Clave de la ecorregión terrestre de nivel 3
Tipo de dato: Carácter
Origen del atributo: Datos del proyecto

Nombre del atributo:	DESECON3
Definición del atributo:	Nombre de la ecorregión de nivel 3
Tipo de dato:	Carácter
Origen del atributo:	Datos del proyecto
Nombre del atributo:	CVEECON4
Definición del atributo:	Clave de la ecorregión terrestre de nivel 4
Tipo de dato:	Carácter
Origen del atributo:	Datos del proyecto
Nombre del atributo:	DESECON4
Definición del atributo:	Nombre de la ecorregión de nivel 4
Tipo de dato:	Carácter
Origen del atributo:	Datos del proyecto

Apéndice 3.1b

Ecorregiones terrestres de México 2007
[metadatos y mapa (proyección cónica conforme de Lambert)]

Datos generales

Cita de la información:

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto Nacional de Ecología. 2007. Ecorregiones terrestres de México. Escala 1 : 1 000 000. México.

De forma abreviada puede citarse así: INEGI, CONABIO e INE. 2007. Ecorregiones terrestres de México. Escala 1 : 1 000 000. México.

Resumen:

Este mapa es producto de un par de talleres nacionales de expertos, más una reunión bilateral. Los talleres fueron convocados por la CONABIO, el INEGI y el INE. La reunión bilateral se realizó entre miembros de la CONABIO y del INEGI para efectuar ajustes a algunas de las ecorregiones.

El primer taller de expertos fue realizado los días 24 y 25 de febrero de 2005, y el segundo el 30 de marzo de 2005. Se tomaron como puntos de partida dos mapas de ecorregiones: el de la Comisión para la Cooperación Ambiental de América del Norte (CCA) nivel III (1997) y el del World Wildlife Fund (1997); el objetivo fue llegar a un consenso entre los expertos en la definición y delimitación de ecorregiones y producir un mapa único a escala 1 : 1 000 000. El mapa base utilizado para la delimitación de las ecorregiones fue el Mapa de Vegetación Primaria del INEGI (2003), complementándose con los mapas de ecorregiones antes citados; asimismo, se empleó cartografía temática de climas (García-CONABIO, 1998a, b, c), edafología (INEGI, 2005) geología (INEGI, 2002) y topografía (INEGI, 2000).

La reunión bilateral entre el INEGI y la CONABIO se efectuó el 18 de enero de 2007 y en ella se definieron los ajustes finales para este mapa, particularmente en las ecorregiones de los desiertos septentrionales del país.

Objetivos:

Contar con un mapa oficial de las ecorregiones de México a escala 1 : 1 000 000, presentado dentro de un sistema jerárquico anidado y congruente con los tres niveles de regionalización propuestos por la CCA (1997). El mapa presenta un cuarto nivel que no añade detalle en los trazos pero sí aumenta el número de divisiones ecorregionales (nivel hasta hoy exclusivo de México para la escala 1 : 1 000 000).

Datos complementarios:

Miembros de los talleres y reuniones:

Primer Taller. Grupo de expertos (por orden alfabético): Gerardo Bocco (INE), Antony Challenger (Semarnat), Rodolfo Dirzo (IE-UNAM), Exequiel Ezcurra (INE), Gerardo García Contreras (Pronatura, Yucatán), Carlos Galindo-Leal (WWF), Francisco González Medrano (UNAM y UAM-X), Guillermo Ibarra (Cieco, UNAM), Ruth Jiménez (CI), Patricia Koleff (CONABIO), Ignacio J. March (TNC), Jorge A. Meave (FC-UNAM), Carlos Montaña (Instituto de Ecología, A.C.), Francisco Takaki (INEGI), Irma Trejo (IG-UNAM), Vicente Valdez (Pronatura Noreste), Alejandro Velázquez Montes (IG-UNAM), Arturo Victoria Hernán-

dez (INEGI), Jorge Carranza S. (Conanp), Claudia Aguilar Zúñiga (CONABIO). Grupo técnico facilitador de la CONABIO: Marcia Tambutti, Enrique Muñoz, José M. Espinoza, Melanie Kolb, Norma Moreno, Daniel Ocaña y Pedro Maeda.

Segundo Taller. Grupo de expertos: Gerardo Bocco (INE), Antony Challenger (Semarnat), Rodolfo Dirzo (IE-UNAM), Exequiel Ezcurra (Museo de Historia Natural de San Diego. California, EUA), Francisco González Medrano (UNAM y UAM-X), Guillermo Ibarra (Cieco, UNAM), Patricia Koleff (CONABIO), Ignacio J. March (TNC), Jorge A. Meave (FC-UNAM), Francisco Takaki (INEGI), Irma Trejo (IG-UNAM), Vicente Valdez (Pronatura Noreste), Alejandro Velázquez Montes (IG-UNAM), Arturo Victoria Hernández (INEGI). Grupo técnico facilitador de la CONABIO: Marcia Tambutti, Enrique Muñoz, José M. Espinoza, Melanie Kolb, Daniel Ocaña y Pedro Maeda.

Reunión Bilateral INEGI-CONABIO. Por parte del INEGI: Francisco Takaki, Francisco Javier Jiménez Nava, Arturo Victoria Hernández, Carlos Zermeño Benítez, José Luis Ornelas, Martín Niño, Eliseo G. Guerrero, Alberto Rodríguez Ávalos y E. Francisco Mendoza de la Torre. Por parte de la CONABIO: Exequiel Ezcurra (Museo de Historia Natural de San Diego. California, EUA), Patricia Koleff, Marcia Tambutti, Daniel Ocaña y Pedro Maeda.

FORMATO DEL DATO GEOESPACIAL: Shapefile. Formato vectorial compuesto por cuatro archivos (shp, shx, dbf, prj)

TIEMPO COMPRENDIDO: Febrero de 2005 a marzo de 2007

NIVEL DE AVANCE: Terminado

MANTENIMIENTO: Desconocido

TAMAÑO EN *BYTES*: 11 407 360

Ubicación geográfica

ÁREA GEOGRÁFICA: Nacional

COORDENADAS EXTREMAS: Oeste: −118.806989° Este: −85.257431° Norte: 33.208872° Sur: 14.129579°

Restricciones

ACCESO: Sin restricciones

USO: Sin restricciones, citando la fuente

Ambiente de trabajo

SOFTWARE Y HARDWARE: SIG ArcInfo, versión 9.2

SISTEMA OPERATIVO: SUNW, Sun-Fire-V890; sparc; sun4u

RUTA Y NOMBRE ARCHIVO: ecort07cn.shp

REQUERIMIENTOS TÉCNICOS: Tener sistemas compatibles con archivos Shapefile

Calidad de los datos

Metodología: Gabinete

Descripción del proceso: Para la generación de las ecorregiones se organizaron dos talleres a los que fueron convocados prominentes especialistas en el tema, quienes aportaron sus opiniones e información. Con el propósito de integrar la información disponible se formaron grupos de trabajo para áreas específicas del país; el resultado de este trabajo sirvió como base para la elaboración de la cobertura digital. Se usaron los polígonos de vegetación primaria del mapa de INEGI (2003), mediante la selección de los polígonos que conformarían cada ecorregión, tomando como primer criterio la cercanía a los trazos de las ecorregiones de nivel III de la CCA (1997), pero con la libertad de que dichos trazos se modificaran en los casos en que el grupo de expertos así lo decidiera. Posteriormente se realizó una disolución de trazos innecesarios hacia el interior de cada ecorregión, para generar polígonos únicos. Cabe señalar que desde el primer taller se decidió que existirían algunas ecorregiones que podrían estar disyuntas y conformadas por varios polígonos de extensión variable. Tras un periodo de edición, la cobertura digital se envió como una propuesta preliminar para su valoración por parte de los expertos, quienes se reunieron en un segundo taller para corroborar o corregir la delimitación de cada una de las ecorregiones. Tras su corrección y edición, el mapa se liberó como una versión consenso preliminar. El acuerdo fue que esta definición de ecorregiones correpondería al nivel III de las Regiones ecológicas de América del Norte de la CCA (1997). No obstante, al reunirse el grupo de trabajo de la CCA en New Port, Oregon (del 12 al 14 de abril de 2006) se consideró que el mapa tenía demasiado detalle en cuanto al número de regiones para ese nivel, razón por la que se redujo el número de ecorregiones de 76 a 40. Por esta adecuación, el INEGI y la Conabio decidieron respetar el acuerdo emanado de la reunión de New Port y pasar las ecorregiones terrestres de México resultantes de los talleres a un nivel IV. Paralelamente a los cambios hechos en la reunión de New Port, el mapa de ecorregiones terrestres de nivel III resultado de los talleres, fue criticado respecto a la delimitación de los desiertos de Sonora, Chihuahua y Baja California por Exequiel Ezcurra. Tras una revisión de los argumentos a favor y en contra de las delimitaciones de estas regiones y de aclarar que la delimitación para México se haría al nivel IV, se decidió hacer un encuentro bilateral entre el INEGI, el Dr. Ezcurra y la Conabio para resolver las diferencias y llegar así a una versión final del mapa que satisfaría a las partes en desacuerdo. Para la delimitación de algunas ecorregiones se usaron trazos de los Datos Vectoriales Topográficos, Datos Vectoriales Edafológicos y Datos Vectoriales Geológicos de INEGI (2000), seleccionando el o los trazos necesarios para generar el límite correspondiente. El trazo o trazos seleccionados fueron extraídos del mapa fuente e incorporados al mapa de ecorregiones.

Referencia del dato: Regiones Ecológicas de América del Norte, hacia una pesrpectiva común [Ecorregiones de América del Norte (CCA 1997)]

Escala original: 1:4 000 000

Formato original: Digital

Referencia del dato: Conjunto de Datos Vectoriales de la Carta de Vegetación Primaria. Escala 1 : 1 000 000 (Niveles I y II) [Carta de Vegetación Primaria (INEGI 2003)]
Escala original: 1 : 1 000 000
Formato original: Digital

Referencia del dato: Ecorregiones de México, Escala 1 : 1 000 000 [Ecorregiones de México (WWF 1997)]
Escala original: 1 : 1 000 000
Formato original: Digital

Referencia del dato: Conjunto de Datos Vectoriales de la Serie Topográfica. Escala 1 : 1 000 000 [Datos Vectoriales Topograficos (INEGI 2000)]
Escala original: 1 : 1 000 000
Formato original: Digital

Referencia del dato: Conjunto de Datos Vectoriales Geológicos. Continuo Nacional. Escala 1 : 1 000 000 [Datos Vectoriales Geológicos - Continuo Nacional (INEGI, 2002)]
Escala original: 1 : 1 000 000
Formato original: Digital

Información de los datos espaciales

Estructura del dato: Vector

Tipo del dato: Polígonos

Número total del dato : 888

Proyección cartográfica

Sistema de coordenadas: Plana

Nombre de la proyección: Cónica Conforme de Lambert

Parámetros de la proyección

Paralelos estándar: Primer paralelo 17.5000 Segundo paralelo 29.5000

Longitud del meridiano central: −102

Latitud de la proyección de origen: 0

Falso este en metros: 2 000 000

Falso norte en metros: 0

Información geodésica

Datum horizontal: Datum de Norte América de 1927 (NAD27)

Nombre del elipsoide: Clarke 1866

Atributos del mapa

Nombre de entidad (tabla): ecort07cn.dbf

Descripción de la entidad: La tabla da cuenta del anidamiento de las ecorregiones en cuatro niveles jerárquicos, así como de su enumeración y denominación. Existen siete ecorregiones de nivel 1, 22 de nivel 2, 39 de nivel 3 y 99 de nivel 4 para México.

Nombre del atributo: FID
Definición del atributo: Identificador autonumérico de la cobertura
Tipo de dato: Numérico
Origen del atributo: Generado por ArcInfo

Nombre del atributo: Shape
Definición del atributo: Geometría
Tipo de dato: Carácter
Origen del atributo: Generado por ArcInfo

Nombre del atributo: AREA
Definición del atributo: Superficie calculada en grados decimales al cuadrado
Tipo de dato: Numérico
Unidades de medida: Grados decimales al cuadrado
Origen del atributo: Calculado por ArcInfo

Nombre del atributo: PERIMETER
Definición del atributo: Perímetro calculado en grados decimales
Tipo de dato: Numérico
Unidades de medida: Grados decimales
Origen del atributo: Calculado por ArcInfo

Nombre del atributo: ER060307_I
Definición del atributo: Identificador autonumérico de la cobertura de ecorregiones terrestres inicial y sin ediciones
Tipo de dato: Numérico
Origen del atributo: Generado por ArcInfo

Nombre del atributo: CVEECON1
Definición del atributo: Clave de la ecorregión terrestre de nivel 1
Tipo de dato: Numérico
Origen del atributo: Datos del proyecto

Nombre del atributo: DESECON1
Definición del atributo: Nombre de la ecorregión de nivel 1
Tipo de dato: Carácter
Origen del atributo: Datos del proyecto

Nombre del atributo: CVEECON2
Definición del atributo: Clave de la ecorregión terrestre de nivel 2
Tipo de dato: Numérico
Origen del atributo: Datos del proyecto

Nombre del atributo:	DESECON2
Definición del atributo:	Nombre de la ecorregión de nivel 2
Tipo de dato:	Carácter
Origen del atributo:	Datos del proyecto
Nombre del atributo:	CVEECON3
Definición del atributo:	Clave de la ecorregión terrestre de nivel 3
Tipo de dato:	Carácter
Origen del atributo:	Datos del proyecto
Nombre del atributo:	DESECON3
Definición del atributo:	Nombre de la ecorregión de nivel 3
Tipo de dato:	Carácter
Origen del atributo:	Datos del proyecto
Nombre del atributo:	CVEECON4
Definición del atributo:	Clave de la ecorregión terrestre de nivel 4
Tipo de dato:	Carácter
Origen del atributo:	Datos del proyecto
Nombre del atributo:	DESECON4
Definición del atributo:	Nombre de la ecorregión de nivel 4
Tipo de dato:	Carácter
Origen del atributo:	Datos del proyecto

Cuadro 10.4a

Especies de plantas vasculares y vertebrados cuya extinción ha sido confirmada*

Orden	Familia	Especie	Estatus	Causas	Características biológicas	Comentarios	Distribución
Plantas vasculares							
Caryophyllales	Cactaceae	*Mammillaria carmenae*	A		Considerada extinta por Vovides y Medina (1994).		Tamaulipas.
		Mammillaria coahuilensis	A		Ídem.		Coahuila.
		Mammillaria mercadensis	A		Ídem.		Durango.
		Mammillaria glochidiata	A		La población estimada en 1991 de 50 especímenes fue confinada a una sola área de distribución. En una visita posterior en 1993, se comprobó que la población se había reducido a unos 15 individuos. En visitas posteriores no se ha detectado su presencia (UICN 2002).		E: Barranca Tolimán. N de Zimapán, Hidalgo.
		Mammillaria guillauminiana	A	Probablemente desapareció por fuertes heladas en el Altiplano de México en 1997.	En marzo de 2001, las ocho áreas de distribución de la especie, descritas con bastante exactitud, fueron evaluadas por cinco días sin encontrar ningún individuo. Otras búsquedas desde 1997 no han tenido éxito (UICN 2006).		Altiplano del Estado de México.
		Mammillaria solisioides	A		Considerada extinta por Vovides y Medina (1994).		Puebla.
		Gymnocactus aguirreanus	A		Ídem.		Coahuila.
		Gymnocactus mandragora	A		Ídem.		Coahuila (Bravo-Hollis 1978).
		Gymnocactus subterraneus	A		Ídem.		Coahuila.
Rosales	Rosales	*Echeveria laui*	A		Ídem.		Oaxaca.
		Tacitus bellus	A		Ídem.		Chihuahua.
Selaginellales	Selaginellaceae	*Selaginella orizabensis*	A		Ídem.		Veracruz.
Dipsacales	Valerianeaceae	*Valeriana palmeri*	A		Ídem.		Veracruz.
		Valeriana pratensis	A		Ídem.		Veracruz.
		Valeriana robertianifolia	A		Ídem.		Veracruz, Chiapas.
		Valeriana sorbifolia	A		Ídem.		Veracruz.
Lamiales	Verbenaceae	*Bouchea prismatica*	A		Ídem.		Veracruz.
Fagales	Fagaceae	*Quercus tomentella*	A		Considerada extinta por la UICN (2002).		E: Isla Guadalupe.
Pinales	Cupressaceae	*Juniperus californica*	A		Ídem.		E: Isla Guadalupe.

Orden	Familia	Especie	Estatus	Causas	Características biológicas	Comentarios	Distribución
Asparagales	Agavaceae	*Agave ellemeetiana*	B		Introducida a Europa en 1864, desconocida en estado silvestre.		
		Agave stringens	A		Colectada en 1804 en Jalisco, no hay registros posteriores.		
		Agave warelliana	B		Introducida a Europa en el siglo XIX, desconocida en estado silvestre.		
		Furcraea macdougallii	B		Descrita de Oaxaca en 1955, no se ha vuelto a ver en estado silvestre, aunque se ha visto en cercas vivas.		
	Alliaceae	*Diphalangium graminifolium*	A		Recolectada en el siglo XIX, sin datos de localidad precisa, no se ha vuelto a encontrar.		
Alismatales	Alismataceae	*Echinodorus virgatus*	A		Colectada en 1827-1828 cerca de Tepic, no se ha vuelto a encontrar.		
Liliales	Laelia	*Laelia gouldiana*	C		Endémica de México. Cultivada por generaciones en Hidalgo. Nunca se le ha visto en estado silvestre (Semarnart 2003).		
				Peces			
Cypriniformes	Cyprinidae	*Evarra bustamantei*	A			Valle de México seco antes de 1983 (Miller *et al.* 1989).	E: México.
		Evarra eigenmanni	A	DH.		Ídem.	Ídem.
		Evarra tlahuacensis	A	DH.		Ídem.	Ídem.
		Gila sp. *A*	A			Visto por última vez en 1968 (Contreras-Balderas y Maeda 1985).	
		Gila sp. *B*	A			Ídem.	
		Gila elegans	B	Pérdida de agua del Río Colorado, competencia con especies exóticas y probable polución agrícola de Mexicali (Contreras-Balderas com. pers.).		Considerada en riesgo de extinción (Contreras-Balderas com. pers.).	E: Río Colorado y Gila en EUA.
		Gila intermedia	B	Ídem.		Ídem.	Ídem.
		Gila purpurea	B	Ídem.		Ídem.	Ídem.
		Gila robusta	B	Ídem.		Ídem.	Ídem.
		Meda fulgida	B	Ídem.		Ídem.	Ídem.
		Rhinichthys osculus	B	Ídem.		Ídem.	Ídem.
		Tiaroga cobitis	B	Ídem.		Ídem.	Ídem.
		Plagopterus argentissimus	B	Ídem.		Ídem.	Ídem.
		Hybognathus amarus	B	Ídem.		Ídem.	E: Río Bravo.
		Hybopsis amecae	A	DH.		Última recolecta en 1969 (Chernoff y Miller 1986).	E: México.
		Hybopsis aulidion	A			No visto en 40 años (Chernoff y Miller 1986).	
		Notropis orca	A	DH.		Última recolecta en 1975.	

Orden	Familia	Especie	Estatus	Causas	Características biológicas	Comentarios	Distribución
Cypriniformes (cont.)	Cyprinidae (cont.)	*Notropis saladonis*	A			Visto por última vez en 1968.	
		Notropis simus simus	A			Visto por última vez en México en 1968.	
		Stypodon signifer	A	DH.		No visto en 90 años (Miller *et al.* 1989).	E.
	Catostomidae	*Catostomus latipinnis*	B				
		Catostomus insignis	B				
		Catostomus clarki	B				
Atheriniformes	Atherinidae	*Chirostoma charari*	A			Harrison y Stiasnny (1999).	
		Chirostoma compressum	A			Ídem.	
Cyprinodonti-formes	Poeciliidae	*Priapella bonita*	A	DH, IE.		No registrado en 97 años.	E.
	Goodeidae	*Ameca splendens*	C			Sobrevive en cautiverio (Contreras-Balderas *et al.* 2003).	
		Characodon garmani	C	DH.		Recolectado solamente en 1880 (Miller *et al.* 1989). Sobrevive en cautiverio.	E: manantiales cercanos a Parras, Coahuila.
		Skiffia francesae	C	DH.		Sobrevive en cautiverio (Contreras-Balderas *et al.* 2003).	E.
	Cyprinodontidae	*Cyprinodon alvarezi*	C			Hábitat seco en 1994 (Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1996). Sobrevive en cautiverio.	
		Cyprinodon ceciliae				Hábitat seco. No recolectado desde 1990 (Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1996).	
		Cyprinodon inmemoriam				Hábitat seco en 1986 (Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1996).	
		Cyprinodon latifasciatus				Última recolecta en 1903 (Contreras-Balderas y Maeda-Martínez 1985).	
		Cyprinodon longidorsalis	C			Hábitat seco en 1994 (Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1996). Sobrevive en cautiverio.	
		Cyprinodon meeki	C			No recolectado desde hace 40 años. Sobrevive en cautiverio (Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1996).	
		Cyprinodon veronicae	C			Hábitat seco en 1996 (Contreras-Balderas *et al.* 2003). Sobrevive en cautiverio.	
		Megupsilon aporus	C			Hábitat seco en 1994 (Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1996). Sobrevive en cautiverio.	
Reptiles							
Squamata	Teiidae	*Ameiva cineraceae*	A			Extinto desde principios del siglo XX.	Isla Guadalupe.

Orden	Familia	Especie	Estatus	Causas	Características biológicas	Comentarios	Distribución
Aves							
Procellariiformes	Hydrobatidae	*Oceanodroma macrodactyla*	A	IE (cabras, gatos y ratas). Hace 150 años liberaron cabras en Isla Guadalupe (Lever 1985), que causaron rápido deterioro del ambiente.	Esta especie anidaba en altitudes alrededor de los 760 m (Fuller 2000).	Visto por última vez en México en 1912, cuando se colectaron tres polluelos para el Museo Americano de Historia Natural (Jehl y Everett 1985; Fuller 2000). Actualmente, Butchart *et al.* (2006), consideran extinta esta especie.	E: Isla Guadalupe.
Anseriformes	Anatidae	*Cygnus buccinator*	B	SO (caza intensiva).	Ponen hasta cinco huevos que la hembra incuba entre 32 y 37 días (Bergman 1985; Bellrose 1978). Requiere un territorio grande para su reproducción, que puede llegar hasta 320 hectáreas.	Una población vive en Alaska (Fuller 2000). En México no se registra desde 1909. Tal vez con los programas de reintroducción en EUA puedan volver a visitar el norte de México en el invierno (Márquez-Valdelamar 2000).	Alaska, Canadá, EUA y anteriormente N de México (Tamaulipas).
Falconiformes	Falconidae	*Polyborus lutosus*	A	SO (cacería) y DH.	TC = 54 cm; GT = depredador.	Visto por última vez en 1900 (Fuller, 2000).	E: Isla Guadalupe.
		Daptrius americanus	B		Es gregaria y forma grupos pequeños de hasta 10 individuos. La temporada de reproducción es en la época de secas; aparentemente anida en huecos de árboles pero no existen datos suficientes (Wetmore 1965). Ponen de dos a tres huevos (Brown y Amadon 1968). Se alimenta de avispas del género *Synoeca* (Skutch 1959); además es parcialmente frugívoro (Íñigo-Elías 2000).	Es vulnerable porque tiene una distribución marginal en México, restringida a Chiapas, por la dieta tan especializada y por las altas tasas de deforestación (Íñigo-Elías 2000).	Desde el suroeste de México hasta Bolívia y Brasil (Blake 1977).
Ciconiiformes	Cathartidae	*Gymnogyps californianus*	B	SO (Cacería), CO. Uso de plaguicidas por ganaderos y agricultores. Tal vez la causa más significativa fue el envenenamiento accidental por plomo en animales que murieron por heridas de arma de fuego (Rea 2000).	Peso: 8 a 10 kg. Se piensa que en condiciones naturales ponen un solo huevo en años alternados debido a que la cría depende de sus progenitores durante un largo periodo (Koford 1953). En libertad puede vivir hasta 20 años y en condiciones de cautiverio hasta 45 (Semarnat 2002).	El programa de recuperación de la especie empezó en 1982 y en 1998 el número de cóndores recuperados era de 153, de los cuales 37 se encuentran en el sur de California y 15 en el norte de Arizona (Rea 2000). Este mismo autor considera que sería importante considerar la reintroducción de ejemplares en el Parque Nacional Sierra de San Pedro Mártir, en Baja California, puesto que este forma parte del territorio históricamente ocupado por el cóndor.	Su distribución histórica comprende desde el suroeste de Columbia Británica (EUA), hasta la Sierra de San Pedro Mártir, Baja California (Wilbur 1973).
Gruiformes	Gruidae	*Grus americana*	B		Navarijo-Ornelas y Chávez-López estiman que en 2000 la población era de 100 individuos con 40 parejas sexualmente activas. Es omnívora: se alimenta de cangrejos, almejas, peces. También de bellotas (*Quercus* sp.) y llega a consumir maíz y camotes cuando está cerca de campos cultivados (Stevenson y Griffith 1946). La grulla necesita para anidar pantanos de agua dulce, ciénagas y márgenes de lagos en praderas húmedas. Es muy sensible a la perturbación humana, especialmente durante la época reproductiva (Collar *et al.* 1992).	Se desconoce la situación actual de la especie en México, donde era una visitante rara en el noroeste (Leopold 1959). Los últimos registros son de Evenden (1952), que vio dos de estas aves 132 km al suroeste de Matamoros, Tamaulipas y de Beltrán (1953) que la registró además para Jalisco y Guanajuato. Debido a la drástica disminución de la población de la grulla blanca en EUA, esta especie no ha sido visita desde entonces en México (Navarijo-Ornelas y Chávez-López 2000). La única ruta migratoria conocida en la actualidad es desde Canadá hasta el Aransas National Wildlife Refuge en Texas. Por esta razón se considera extirpada de México.	Actualmente se reproduce en el Parque Nacional Wood Buffalo en Alberta, Canadá, y en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Grays Lake, en Idaho. En invierno se desplaza hasta el Refugio Aransas en la costa del Golfo de México en Texas y el Bosque del Apache en Nuevo México.
Charadriiformes	Scolopacidae	*Numenius borealis*	?	SO (cacería).			¿Costas de Tamaulipas?

Orden	Familia	Especie	Estatus	Causas	Características biológicas	Comentarios	Distribución
Columbiformes	Columbidae	*Ectopistes migratorius*	A	SO (cacería) y DH.	GT: frugívora, insectívora. Wilson (1812) observó una parvada que según sus cálculos contenía más de 2 000 millones de aves. Una nidada generalmente estaba compuesta por varias colonias con territorios adyacentes. Cada nido contenía un solo huevo. La anidación dentro de la colonia era sincrónica pues la mayor parte de los huevos se ponían en el mismo día. Es probable que durante una temporada reproductiva la paloma solo tuviera una cría (Blockstein 2000).	Extinta globalmente. Último individuo en cautiverio murió en 1914 (Fuller 2000).	Era exclusiva de la parte E de Norteamérica. En México, las palomas pasajeras eran visitantes casuales o accidentales (Herrera, 1891). Probablemente, cruzaban la frontera solo cuando los bosques de encinos del sur de EUA no producían suficiente alimento como para sostener la población (Blockstein 2000).
		Zenaida graysoni	C	IE (gatos y ratas).	Peso: aprox. 191 g. Las aves cautivas desmenuzan y comen las hojas de helechos arborescentes, es decir, son de hábitos vegetarianos, aunque también consumen larvas de coleópteros (Baptista 2000). Los individuos cautivos se reproducen en nidos de madera ubicados a uno y dos metros sobre el suelo. Sin embargo, Jehl y Parker (1983) afirman que esta especie anidaba en el suelo en estado natural.	En 1958 se registró el último avistamiento de la especie en la isla (Villa 1960). En 1978 y 1981 se hicieron muestreos para encontrar la especie, pero fracasaron (Baptista 2000). En la actualidad esta especie está bajo el cuidado de avicultores en EUA y Alemania (Baptista 2000). La especie está extinta en estado natural.	E: Isla Socorro, en el archipiélago de las Revillagigedo.
Psittaciformes	Psittacidae	*Conuropsis carolinensis*	A	SO (cacería) y DH.	De naturaleza gregaria, se refugiaban en el anochecer en grupos de hasta 30 individuos en huecos de árboles. Ponían de dos a cinco huevos en la primavera (Greenway 1967). Se alimentaban de frutas y semillas. En áreas agrícolas se alimentaban de semillas de maíz, trigo, manzanas, por lo que se les consideraba una especie indeseable (Ceballos 2000).	Visto por última vez en 1938 (Fuller 2000). El último ejemplar murió en el zoológico de Cincinnati en 1914, lugar en el que vivieron de forma precaria por 20 años (Greenway 1967; Ehrlich *et al.* 1992).	Se encontraba en el E de EUA, desde Nebraska y Wisconsin hasta Texas. Solo hubo un registro en México, en la frontera entre Texas y Tamaulipas (Mckinley 1964). Es probable que esta especie haya sido un visitante esporádico de México (Ceballos 2000).
Strigiformes	Strigidae	*Micrathene whitneyi graysoni*	A	IE (gatos, borregos). Una hipótesis de la causa de la extinción de la subespecie, l a tribuye a recolectas intensas de instituciones científicas de los EUA (Rodríguez-Estrella 2000).	Los nidos probablemente eran hechos en huecos de troncos de árboles (Grayson 1870-1871). Se estima que cada puesta era de tres huevos. Se alimentaba exclusivamente de cangrejos terrestres (*Gecarcinus planatus*) e insectos, aunque ocasionalmente podía cazar aves pequeñas (Rodríguez-Estrella 2000).	La subespecie se considera probablemente extinta, debido a que el último registro es de 1932 (Jehl y Parker 1982). Todas las expediciones posteriores a ese año y hasta la fecha han fracasado en encontrarla (Rodríguez-Estrella 2000). Íñigo-Elías y Enkerlin-Hoeflich (2003) la consideran extinta.	E: Isla Socorro, en el archipiélago de las Revillagigedo.
Piciformes	Picidae	*Campephilus imperialis*	A	SO (cacería) y DH.	GT: insectívora (larvas encontradas en los troncos de los pinos). La densidad de estas aves se calculó en seis por cada 80 km^2 (una pareja/26.6 km^2) (Tanner 1942). Se calcula que la población original pudo ser de 8 000 individuos o 4 000 parejas o de 1 060 grupos de entre siete u ocho aves (Tanner 1942). Las aves buscaban su alimento en pinos muertos en pie pero también excavan troncos y raíces de árboles caídos. Se alimentaban de larvas de insectos y de bellotas. Un nido podía contener dos huevos y los jóvenes permanecían con sus padres hasta la siguiente época de anidación (Nelson 1898).	Visto por última vez en 1958 (Fuller 2000), en el estado de Durango. Las fechas de extinción alcanzan un pico entre 1946 y 1965; en este periodo de 20 años la especie desapareció en 60% de sus localidades originales (Lammertink *et al.* 2000). Actualmente, Butchart *et al.* (2006) la consideran extinta.	E: bosques templados de la Sierra Madre Occidental, desde Sonora y Chihuahua hasta Michoacán, por encima de los 2 000 m.
Passeriformes	Troglodytidae	*Thryomanes bewickii brevicauda*	A	DH, IE.		Visto por última vez en 1897 (Fuller 2000).	E: Isla Guadalupe.

Orden	Familia	Especie	Estatus	Causas	Características biológicas	Comentarios	Distribución
Passeriformes (cont.)	Troglodytidae (cont.)	*Salpinctes obsoletus exsul*	A	Destrucción del hábitat por varias erupciones del Volcán del Boquerón.	Anidaba en mayo (McLellan 1926) en huecos de rocas. Ponía de cinco a diez huevos (Peterson 1961). Esta ave se desplazaba en las zonas rocosas y en las de vegetación arbustiva, volando cortas distancias (Márquez-Valdelamar 2000).	Entre agosto y diciembre de 1952 hubo tres erupciones que cubrieron por completo el valle. Durante marzo de 1953 aún se encontraban algunas zonas de lava muy calientes; en noviembre del mismo año la ceniza aún cubría la isla y no se encontraron registros de la subespecie (Brattstrom y Howell 1956). La isla más cercana se encuentra a 48 km de San Benedicto, por lo que ningún individuo de la subespecie habría podido alcanzarla (Márquez-Valdelamar, 2000). Miller *et al.* (1957) y Peters (1960) la reportan como aparentemente extinta. Está registrada en el *Red Data Book* (King 1981) como subespecie formalmente extinta.	E: Isla San Benedicto del Archipiélago de las Revillagigedo, Colima.
	Emberizidae	*Pipilo erythrophthalmus consobrinus*	A			Visto por última vez en 1897 (Fuller 2000).	E: Isla Guadalupe.
	Icteridae	*Quiscalus palustris*	A	DH (desecación ciénaga del Río Lerma), con fines de irrigación y construcción de obras hidráulicas, llevadas a cabo en el Valle de México, y posiblemente por competencia con el tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) (Espinosa de los Monteros 2000).	De la biología de esta especie solo se sabe que utilizaban la asociación vegetal formada por tule-cola de gato (*Scirpus* spp. y *Typha latifolia*) para alimentarse y reproducirse (Espinosa de los Monteros 2000).	No se ha encontrado desde la primera década del siglo XX (Fuller 2000). Originalmente descrita como *Scaphidurus palustris* por W. Swainson (1827), citado en (Fuller 2000). Existen ocho ejemplares en el Museo Nacional de Estados Unidos, en Washington (Dickerman 1965).	E: en las márgenes del río Lerma, cerca del poblado de San Mateo Atenco, Méx. (Dickerman 1965).
	Fringillidae	*Carpodacus mexicanus mcgregori*	A			No registrada desde 1938. King en 1981 y Gómez de Silva y Oliveras de Ita (2003) consideran extinta la subespecie.	E: Isla de San Benito.
		Sporophila schistacea	B		Son gregarios. Se les encuentra en grupos que se mantienen ocultos en el sotobosque. Se alimenta de semillas más grandes que las que comen otras aves similares (Navarro Sigüenza 2000).	Solo dos ejemplares fueron recolectados en el norte de Oaxaca en 1957, los cuales están depositados en el Museo de Historia Natural de París (Navarro-Sigüenza 2000). Por esta razón, es considerada una especie extirpada, probablemente extinta en México (Navarro-Sigüenza 2000).	Es relativamente común en Centro y Sudamérica, desde Belice (Howell y Webb 1995), hasta Bolivia (Meyer de Schauensee 1970). En México, es conocida solamente por dos ejemplares recolectados en el norte de Oaxaca (Navarro-Sigüenza 2000).
		Aimophola ruficeps sanctorum	A	IE (gatos).		Considerada extinta por Mellink (1992) y por Íñigo-Elías y Enkerlin-Hoeflich (2003).	E: Isla Todos Santos, Baja California.
Mamíferos							
Carnivora	Canidae	*Canis lupus baileyi*	A, C	SO, DH.	Peso: 25 a 41 kg. La información sobre la historia natural del lobo mexicano es escasa y con frecuencia anecdótica, debido a que esta subespecie fue diezmada antes de que se realizaran estudios científicos sobre la misma (Brown 1983).	Último registro confirmado en 1978 en Durango por McBride (1980). En EUA una población en cautiverio de unos 50 individuos ha sido reintroducida en Arizona, pero existen muchos problemas para su recuperación. Existen planes para su posible reintroducción en México (Araiza 2001).	Chihuahua y Durango.
	Mustelidae	*Enhydra lutris*	B	SO.	Peso: 19 a 34 kg. CR: las hembras dan a luz cada dos años. Tienen una longevidad de 15 a 20 años.	Exterminada por cacería excesiva por peleteros rusos y norteamericanos hace más de un siglo (Ceballos y Navarro 1991). Sin embargo, existen dos registros de la especie en Isla Cedros y Bahía Magdalena (Rodríguez-Jaramillo y Gendron 1996). Aun así, Ceballos *et al.* (2005) recomiendan considerarla "prácticamente extinta".	Costas e islas de Baja California.

Orden	Familia	Especie	Estatus	Causas	Características biológicas	Comentarios	Distribución
Carnivora (cont.)	Otariidae	*Monachus tropicalis*	A	SO (cacería).	Peso: no se conoce. Las focas monje del Caribe solían formar grandes grupos en playas arenosas o rocosas (Díaz del Castillo 1521; Ximénez 1722; Allen 1887).	Los últimos ejemplares en México fueron capturados a principios del siglo xx (Timm *et al.* 1997). No hay reportes documentados científicamente de la existencia de estos animales vivos desde 1952 (Kenyon 1977; Villa *et al.* 1986).	Golfo de México e islas cercanas a las costas de la Península de Yucatán.
	Procyonidae	*Procyon insularis*	?	SO, DH.	Más pequeño (4 a 6 kg) que los individuos continentales. No hay información sobre hábitos reproductivos. Probablemente de hábitos crepusculares y nocturnos (Ceballos *et al.* 2005).	Una búsqueda intensiva fue realizada en 2002, sin encontrar individuos o rastros de la especie (Ceballos *et al.* 2005).	E: Islas Marías.
	Ursidae	*Ursus arctos*	A	SO (cacería), DH.	Peso: 110 a 270 kg. El hábitat donde se le encontraba con mayor frecuencia eran cañadas de altas montañas cubiertas de encinos y pinos (Brown 1985). GT: omnívoros (Leopold 1959; Brown 1985).	Una pequeña población sobrevivió en la Sierra del Nido, donde el último ejemplar fue abatido en 1962 (Ceballos *et al.* 2005). Es considerada extinta por Koford (1969), Brown (1985) y Ceballos y Navarro (1991).	Sierra Madre Occidental y Sierra de Juárez en Baja California Norte. También en Sonora, Chihuahua y Durango.
Rodentia	Heteromyidae	*Dipodomys gravipes*	?	DH.	Peso: 69 g. Se conoce poco de la biología de esta especie (Best y Lackey 1985). Formaba colonias densas debajo del suelo, donde construía madrigueras; se llegaron a encontrar 3.3 nidos por madriguera con hasta 10 depósitos de alimento (Mellink y Luévano 2005a).	Probablemente extinta (Mellink 1992).	Era abundante en el Valle de San Quintín, Baja California.
		Dipodomys insularis	?	?		Era común encontrarla en la Isla San José en la década de 1980 (Best y Thomas 1991). Sin embargo, no se ha logrado encontrar a pesar de su búsqueda intensiva (Álvarez Castañeda y Ortega-Rubio 2003). Por su distribución restringida se le considera una especie amenazada (Semarnat 2002).	E: Isla San José, Golfo de California.
	Muridae	*Microtus pennsylvanicus*	?	DH, IE.	Peso: 71 g. La historia natural de esta especie en México se desconoce, pero la de EUA tiene un periodo de gestación de 21 días. El tamaño de cada camada varía entre entre 4 a 11 individuos, con un promedio de cinco (González y Cervantes 2005).	Observada por última vez en 1988; después de esa fecha no se ha encontrado a pesar de intensas búsquedas (Ceballos *et al.* 2005).	La población mexicana estaba restringida a un área de aprox. 100 hectáreas, confinada a la vegetación inundada de los alrededores de un manantial en una zona árida en Ojo de Galeana, Chihuahua (Ceballos y Navarro 1991).
		Neotoma anthonyi	A	IE. Presencia de gatos como la causa posible de su extinción.	Se conoce muy poco de su biología (Mellink y Luévano, 2005b).	Oficialmente está considerada en peligro de extinción (Semarnat 2002), Sin embargo, antes de 1910 se habían recolectado cuando menos 50 ejemplares. Entre esa fecha y 1989 no se hicieron trabajos de campo que incluyeran esta especie. La única evidencia posterior fue la presencia de un cráneo encontrado en una grieta en los alcantilados de la isla. Por estas razones, Mellink (1992) considera qu es casi seguro que la especie se haya extinto.	E: Isla Todos Santos, Baja California.
		Neotoma bunkeri	A	IE. La presencia de gatos fue la causa posible de su extinción (Ceballos *et al.* 2005).	Peso: 400 g. El único dato conocido de la historia natural es que construía madrigueras entre rocas volcánicas y matorrales (Burt 1932).	Smith *et al.* (1993) confirman su extinción.	E: Isla Coronados, Baja California.
		Neotoma varia	?	IE. La introducción de gatos fue la causa posible de su extinción (Ceballos *et al.* 2005).		Intensos muestreos en la Isla Turner indican que probablemente esté extinta (Ceballos *et al.* 2005).	E: Isla Turner, Golfo de California, cerca de la costa de Sonora.

Orden	Familia	Especie	Estatus	Causas	Características biológicas	Comentarios	Distribución
Rodentia (cont.)	Muridae (cont.)	*Oryzomys nelsoni*	A	DH, IE (ratas y cabras).	Peso: 40 a 80 g. Debido a su rareza se desconoce totalmente su historia natural (Castro-Arellano y Uribe 2005).	Conocida solo por cuatro ejemplares que sirvieron para su descripción en 1898. Una evaluación realizada en 2001 por especialistas de la agrupación Ecología y Conservación de Islas, solo registró ratas introducidas en la isla, por lo que seguramente esta especie está extinta (Larsen *et al*. 2002).	E: Isla María Madre, Archipiélago de las Marías, frente a las costas de Nayarit.
		Peromyscus guardia	?	IE.	Se conoce muy poco de su biología (Mellink y Luévano 2005).	Es de los pocos casos documentados en que un solo gato exterminó toda una población de una especie en Isla Estanque (Vázquez-Domínguez *et al*. 2004). Esta población fue numerosa hasta 1995 pero ya en 1999 no se encontró ningún ejemplar (Vázquez-Domínguez *et al*. 2004).	E: Islas Ángel de la Guarda, Mejía, Granito y Estanque en el Golfo de California, Baja California Norte.
		Peromyscus madrensis	?	DH, IE (ratas y cabras).		En una búsqueda intensiva en el 2002 en las Islas Marías, solo se encontraron ratas introducidas (Ceballos *et al*. 2005).	E: Islas Marías: María Madre, María Cleofas y María Magdalena. También en de la Isla San Juanito, todas cerca de las costas de Nayarit.
		Peromyscus pembertoni	A	Se desconocen causas de extinción (Ceballos y Navarro 1991).	La biología de la especie se desconoce, aunque se ha reportado que se alimentaba de semillas y partes verdes de las plantas (De la Cerda y Mellink 2005).	Sólo se conocen 11 ejemplares colectados en 1931, que sirvieron de base para la descripción de la especie (Burt 1932). Aunque la Norma Oficial Mexicana (Semarnat 2002) la registra como en peligro de extinción, ahora se le considera extinta, ya que todos los intentos de captura desde hace más de 30 años han sido infructuosos (Ceballos y Navarro 1991; Ceballos y Rodríguez 1993).	E: Isla San Pedro Nolasco, Golfo de California, frente a las costas de Sonora.

* Excepto en algunas especies de Carnivora y Rodentia.
A: extinta en México; B: extirpada; C: virtualmente extirpada.
E: endémica.
DH: desecación de su hábitat.
IE: introducción de especies exóticas.
SO: sobreexplotación (comercial o por cacería).
TC: tamaño corporal.
GT: gremio trófico.
CO: contaminación.

Cuadro 10.4b

Especies de anfibios posiblemente extintos

Orden	Familia	Especie	Críticamente en peligro	Amenazas	Población	Medidas de conservación	Distribución
Anura	Hylidae	*Bromeliohyla dendroscarta*	Se estima que la población ha disminuido drásticamente (en un 80%) en las últimas tres generaciones, probablemente debido a la enfermedad quitridiomicosis, producida por un hongo. Por esta razón, se considera una especie posiblemente extinta (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004a).	PH (pérdida del hábitat): la deforestación y alteración del bosque de niebla probablemente ha sido su mayor amenaza, ya que para sobrevivir la especie requiere bromelias que viven sobre árboles maduros. Otras amenazas son las enfermedades producidas por parásitos y patógenos.	Era una especie poco común y no se ha registrado desde 1974. Los recientes intentos para encontrarla han fracasado y puede estar extinta (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004a).	Son urgentes trabajos de investigación para determinar si la especie aún existe en su rango natural.	E: esta especie se encuentra sobre la vertiente Atlántica de la Sierra Madre Oriental. Presenta una distribución disyunta, en la parte central de Veracruz y norte de Oaxaca, de 450 a 1 900 msnm (IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).
		Charadrahyla altipotens	Ídem (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004b).	PH: la desaparición de fragmentos de bosque de niebla en Oaxaca, ha tenido una fuerte presión sobre la especie, por el crecimiento de la población humana. También se piensa que esta especie ha desaparecido de su hábitat, tal vez debido a la quitridiomicosis. Esta especie está posiblemente extinta (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004b).	Siempre ha sido una especie rara. Parece que ha sufrido una seria declinación porque no ha sido registrada desde 1960. Los recientes intentos para encontrarla han fracasado y puede estar extinta (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004b; Lips *et al*. 2004).	Protección de algunos remanentes de bosque de niebla para preservar los hábitats húmedos de esta especie y de otros anfibios	E: distribución muy restringida de unos 10 km^2 en la Sierra Madre del Sur y suroeste de Oaxaca (IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).
		Charadrahyla trux	Su distribución es de unos 100 km^2 y su área de ocupación es menor de 10 km^2. La distribución tan restringida y la continua pérdida de la calidad de su hábitat hacen de esta una especie posiblemente extinta (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004c).	PH: destrucción del bosque a lo largo de un transecto entre Filo de Caballo y Atoyac en tierras de cultivo. Otra amenaza posible son los patógenos y parásitos.	Es una especie rara. Los recientes intentos para encontrarla han fracasado y puede estar extinta (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004c; Duellman 2001).	Un programa de protección en los alrededores del Cerro Teotepec.	E: solo se encuentra en las faldas del Cerro Teotepec, en la Sierra Madre del Sur en Guerrero. Entre 1 760 y 2 415 msnm. Presenta una distribución muy restringida de 80 km^2.
		Ecnomiohyla echinata	Se estima que la población ha disminuido drásticamente (en un 80%) en las últimas tres generaciones, probablemente debido a la enfermedad quitridiomicosis, producida por un hongo. Por esta razón, se considera una especie posiblemente extinta (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004d).	PH: la desaparición de fragmentos de bosque de niebla en la Sierra de Juárez ha tenido una fuerte presión sobre esta especie. También se piensa que ha desaparecido de su hábitat tal vez debido a la quitridiomicosis.	Siempre ha sido una especie rara. Parece que ha sufrido una seria declinación porque no ha sido registrada desde 1962. Los recientes intentos para encontrarla han fracasado y puede estar extinta (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004d).	Se requiere una investigación para saber si la especie aún existe.	E: esta especie solo se conoce de la localidad tipo en la vertiente norte de la Sierra de Juárez en la vecindad de Vista Hermosa, en la parte norte-centro de Oaxaca (Duellman 2001; Lips *et al*. 2004). Presenta una distribución muy restringida de 32 km^2.
		Megastomatohyla pellita	Ídem (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004a, 2004e).	La especie probablemente ha desaparecido de sus hábitats, quizá debido a la quitridiomicosis. La destrucción y degradación de su hábitat en el bosque de niebla también es una de las mayores amenazas de la especie. Hay altas presiones sobre esta especie, por el desarrollo de asentamientos humanos y otras actividades antropogénicas en esta región de Oaxaca.	Siempre ha sido una especie rara, pero parece que ha sufrido una seria declinación porque no ha sido registrada desde 1960. Los recientes intentos para encontrarla han fracasado y puede estar extinta (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004e).	Se requiere una investigación para saber si las condiciones en San Gabriel Mixtepec son las requeridas para la especie. Se recomienda la protección de las áreas donde esta especie habita. Dada la posible amenaza por la quitridiomicosis, se recomiendan medidas de conservación que incluya programas de criaderos en cautiverio.	E: en la Sierra Madre del Sur. Presenta una distribución disyunta: al norte de San Gabriel Mixtepec y en Jalatengo, en un área de 1 091 km^2. Se distribuye entre los 1 200 y 1 700 msnm (Duellman 2001; Lips *et al*. 2004).

Orden	Familia	Especie	Críticamente en peligro	Amenazas	Población	Medidas de conservación	Distribución
Anura (cont.)	Hylidae (cont.)	*Plectrohyla calvicollina*	Su hábitat es de menos de 100 km² y el área que ocupa es menor de 10 km². Su distribución ha sido severamente fragmentada. Ha habido una continua declinación en la extensión y calidad de su hábitat y del número de individuos maduros en el bosque de niebla en Oaxaca. Esta especie está posiblemente extinta (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004f).	Ha desaparecido de sus hábitats disponibles, posiblemente por la quitridiomicosis. También, por la alta tasa de transformación en la Sierra de Juárez.	Siempre ha sido una especie rara, pero parece que ha sufrido una seria declinación porque no ha sido registrada desde 1984. Los recientes intentos para encontrarla han fracasado y puede estar extinta (IUCN 2006).	Se requiere un plan de protección y restauración en los hábitats donde vive en la Sierra de Juárez.	E: Sierra de Juárez, al este de la ciudad de Oaxaca. Presenta una distribución muy restringida de 52 km² (IUCN 2006).
		Plectrohyla celata	Su distribución ha sido severamente fragmentada y ha habido una continua declinación de la calidad de su hábitat y del número de individuos maduros en Oaxaca. Está posiblemente extinta (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004g).	Ha desaparecido de sus hábitats disponibles, posiblemente por la quitridiomicosis. También, por la alta actividad humana y la continua desecación de las charcas donde vive.	Ídem.	Se requiere reforestación y protección de los remanentes de bosque húmedo donde habita. También son necesarios estudios de campo para evaluar el estado de la población. Dada la posible amenaza por la quitridiomicosis, se recomiendan medidas de conservación que incluyan programas de establecimiento de una población *ex situ*.	E: Sierra de Juárez, al este de la ciudad de Oaxaca, entre 2 640 a 2 890 msnm (Toal y Mendelson 1995; IUCN 2006). Presenta una distribución muy restringida de 203 km².
		Plectrohyla cembra	Se estima que la población ha disminuido drásticamente (en un 80%) en las últimas tres generaciones, probablemente debido a la enfermedad quitridiomicosis, producida por un hongo. Por esta razón, se considera una especie posiblemente extinta (Santos-Barrera *et al.* 2006).	La mayor amenaza ha sido la deforestación y transformación de sus hábitats en áreas de cultivo.	Solo se ha recolectado dos veces. Una en 1969 y la otra en 1993. Recientes intentos por encontrarla han fracasado.	Protección y restauración del hábitat original; apoyar investigación que determine la biología y el estado de conservación, límites de distribución, entre otros aspectos.	E: en México se encuentra en dos localidades. En la Sierra Madre del Sur, en el Distrito de Pochutla en Oaxaca, a 2 160 msnm, y al noreste de Oaxaca en Llano de Guadalupe, a 2 850 msnm (Mendelson y Canseco-Márquez 2002; IUCN 2006).
		Plectrohyla cyanomma	Su hábitat es de menos de 100 km² y el área que ocupa es menor de 10 km². Su distribución ha sido severamente fragmentada y ha habido una continua declinación de la calidad de su hábitat, en el bosque de niebla de la Sierra de Juárez en Oaxaca (Santos-Barrera *et al.* 2004).	Ha desaparecido de sus hábitats disponibles, posiblemente por la quitridiomicosis. También, por la alta tasa de transformación en la Sierra de Juárez.	Aunque parecía conspicua en su hábitat, esta especie ha sido difícil de encontrar recientemente. La última fecha de recolección fue en 1980.	Se requiere reforestación y protección de los remanentes de bosque húmedo donde habita. También son necesarios estudios de campo para evaluar el estado de la población. Dada la posible amenaza por la quitridiomicosis, se recomiendan medidas de conservación que incluyan programas de establecimiento de una población *ex situ*.	E: Cerro Pelón y Cerro Humo Chico, ambos en la Sierra de Juárez al noroeste de Oaxaca, entre 2 640 a 2 670 msnm (IUCN 2006). Tiene una distribución muy restringida de 62 km².
		Plectrohyla ephemera	Se estima que la población ha disminuido drásticamente (en un 80%) en las últimas tres generaciones, probablemente debido a la enfermedad quitridiomicosis, producida por un hongo. Por esta razón, se considera una especie posiblemente extinta (Mendelson 2006).	La principal amenaza ha sido la pérdida de su hábitat. Se piensa que otra amenaza es la quitridiomicosis.	No se tiene información disponible de la especie porque la única población que se conocía pudo haber declinado por la acción de la quitridiomicosis.	Es urgente la protección y mantenimiento de su hábitat como también programas de investigación y búsqueda de poblaciones en las regiones donde había sido registrada.	E: en México probablemente se encuentra en el Cerro Las Flores, en la parte sur-centro de Oaxaca entre 1100 y 1220 msnm (Meik *et al.* 2005; IUCN 2006). Presenta una distribución bastante restringida de solo 3 km².
		Plectrohyla hazelae	Ídem (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004h).	Ha desaparecido de sus hábitats disponibles, posiblemente por la quitridiomicosis. También, por la alta tasa de transformación en la Sierra de Juárez.	Nunca ha sido una especie común, parece que sus poblaciones han sufrido una fuerte declinación porque no se ha sido recolectada ni vista desde 1984. Los recientes intentos por encontrarla han fracasado.	Es urgente una estrategia de conservación en la Sierra de Juárez. En vista del riesgo de la quitridiomicosis es prioritario relocalizar la especie y determinar el estado reciente de las poblaciones, como también implementar programas de mantenimiento de crías en cautiverio.	E: Sierra de Juárez, Cerro San Felipe y Cerro Machín en Oaxaca. También se encuentra en la Sierra Madre del Sur (Puerto del Gallo) en el suroeste de Guerrero y Oaxaca entre 2 200 y 2 865 msnm (IUCN 2006).

Orden	Familia	Especie	Críticamente en peligro	Amenazas	Población	Medidas de conservación	Distribución
Anura (cont.)	Hylidae (cont.)	*Plectrohyla siopela*	Todos los individuos están en una sola localidad, en la cual hay una continua declinación de la calidad de sus hábitats en Veracruz. Sus poblaciones han disminuido también, probablemente por el impacto de la quitridiomicosis (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004i).	Desaparición de sus hábitats de charcas y corrientes. Otra amenaza probablemente sea la quitridiomicosis.	Esta especie parece ser abundante. Sin embargo, no ha sido encontrada en la última década a pesar de una intensa búsqueda.	Se requiere investigación para saber si la especie aún existe.	E: solo se conoce del Cofre de Perote en el centro de Veracruz, entre 2 500 y 2 550 msnm y con una distribución muy restringida de 16 km^2 (IUCN 2006).
		Plectrohyla thorectes	Se estima que la población ha disminuido drásticamente (en un 80%) en las últimas tres generaciones, probablemente debido a la enfermedad quitridiomicosis, producida por un hongo. Por esta razón, se considera una especie posiblemente extinta (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004j).	La mayor amenaza ha sido deforestación y transformación de sus hábitats en áreas de cultivo. Es posible que también haya sido afectada por la quitridiomicosis.	Nunca ha sido una especie común, parece que sus poblaciones han sufrido una fuerte declinación porque no se ha sido recolectada ni vista desde 1984. Los recientes intentos por encontrarla han fracasado.	Protección urgente del área de San Gabriel Mixtepec y Puerto del Gallo. También se requieren investigaciones para relocalizar a la especie.	E: Sierra Madre del Sur en Oaxaca y Guerrero, en San Gabriel Mixtepec, suroeste de Oaxaca y Puerto del Gallo en Guerrero, entre 1 600 y 1 900 msnm (IUCN 2006).
	Craugastoridae	*Craugastor guerreroensis*	Ídem (Santos-Barrera y Canseco-Márquez 2004k).	Pérdida del bosque original debido a la transformación en tierras para cultivo. Otra probable amenaza es la quitridiomicosis.	Ha sido una especie rara y parece que sus poblaciones han sufrido una fuerte declinación porque no se ha sido colectada ni vista desde 1984. Los recientes intentos por encontrarla han fracasado.	Se requieren investigaciones para conocer si la especie aún vive en estado silvestre. Es necesaria la protección del área boscosa de Agua del Obispo.	E: Agua del Obispo, parte central de Guerrero, a 980 msnm y con una distribución muy restringida de 7 km^2 (Campbell *et al.* 1989; IUCN 2006).
		Craugastor polymniae	Ídem (Santos-Barrera y Parra-Olea, 2004).	Ídem.	Ídem.	Se requieren investigaciones para conocer si la especie aún vive en estado silvestre. Es necesaria la protección del área boscosa de Sierra de Juárez.	E: Vista Hermosa en Sierra de Juárez, en la parte norte y centro de Oaxaca, aprox. a 1 500 msnm. Presenta una distribución restringida de 302 km^2 (IUCN 2006).
	Ranidae	*Lithobates omiltemanus*	Su área de ocupación es menor de 10 km^2. Su distribución ha sido severamente fragmentada. Ha habido una continua declinación en la extensión y calidad de su hábitat y también en el número de individuos maduros. La especie está posiblemente extinta (Santos-Barrera y Flores-Villela 2004a).	La principal amenaza ha sido la disminución de corrientes de agua. Se piensa que otra amenaza es la quitridiomicosis.	La especie no ha sido registrada desde 1978. Una reciente investigación por un año en Agua del Obispo fue infructuosa, pues no se encontraron individuos de la especie. No hay información reciente sobre su estatus en Agua del Obispo (IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).	Se recomienda una investigación para saber si la especie aún existe. Si la especie aún persiste en Agua del Obispo, se necesitaría un programa de reintroducción de la especie de este lugar al Parque de Omitelmi.	E: Sierra Madre del Sur y Agua del Obispo en Guerrero, a 2 400 msnm. Presenta una distribución muy restringida de 1 088 km^2 (IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).
		Lithobates pueblae	Su hábitat es de unos 100 km^2 y su área de ocupación es menor de 10 km^2. La distribución tan restringida y la continua pérdida de la calidad de su hábitat, alrededor de la ciudad de México, hacen que esta especie esté posiblemente extinta (Santos-Barrera y Flores-Villela 2004b).	La desaparición de ríos permanentes ha contribuido a su declinación y tal vez a su extinción. Un ejemplo es la desecación del Río Nexaca por la construcción de una hidroeléctrica.	La especie no ha sido vista desde su primera recolección, la cual fue hace casi 50 años. Recientemente, una investigación de campo en Huachinango no reportó la presencia de ningún individuo de la especie (IUCN 2006).	Una búsqueda intensiva dentro de su área de distribución es necesaria para saber si la especie aún existe.	E: Puebla, cerca de la ciudad de Huachinango y adyacente al Río Necaxa. Presenta una distribución muy restringida de 8 km^2 (Webb 1988; IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).
		Lithobates tlaloci	Su hábitat es de unos 100 km^2 y su área de ocupación es menor de 10 km^2. La distribución tan restringida y la continua pérdida de la calidad de su hábitat hacen de ésta una especie posiblemente extinta (Groombridge 1994).	El intenso crecimiento de la Ciudad de México ha producido la desaparición del único hábitat conocido de la especie.	No ha sido vista desde que fue descrita por primera vez en 1985.	Aunque no se ha visto la especie en estado silvestre, se requiere una investigación de los posibles lugares donde poblaciones de esta especie puedan aún existir	E: el rango histórico de la especie fue el Valle de México, con una distribución disyunta en tres lugares: en Xochimilco, probablemente en Chalco y quizás al oeste del Estado de México (Hillis y Frost 1985; IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).

Orden	Familia	Especie	Críticamente en peligro	Amenazas	Población	Medidas de conservación	Distribución
Urodela	Plethodontidae	*Chiropterotriton magnipes*	Su hábitat es de unos 100 km^2 y su área de ocupación es menor de 10 km^2. Su distribución ha sido fragmentada, ha disminuido la extensión de sus hábitats en San Luís Potosí y Querétaro. También ha disminuido el número de individuos maduros. La especie está posiblemente extinta (Parra-Olea y Wake 2004a).	La remoción del hábitat boscoso ha ocasionado que las cuevas donde habitaban se hayan secado, lo cual aparentemente ha provocado la desaparición de la especie.	La especie nunca ha sido muy común y no ha sido vista en los últimos años a pesar de su búsqueda.	Una investigación es urgente para saber el estado de la especie y la protección de su hábitat natural (cuevas y bosques de sus alrededores).	E: solo se conoce del suroeste de San Luís de Potosí y oeste de Querétaro, a unos 2 400 msnm. Presenta una distribución muy restringida de 351 km^2 (Rabb 1965; IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).
		Chiropterotriton mosaueri	Su hábitat es de unos 100 km^2 y su área de ocupación es menor de 10 km^2. Su distribución ha sido fragmentada y ha disminuido la extensión de sus hábitats en el estado de Hidalgo. También ha disminuido el número de individuos maduros. La especie está posiblemente extinta (Parra-Olea y Wake 2004b).	El área boscosa que está en los alrededores de las cuevas está bajo severa presión por la expansión de áreas de cultivo y extracción de madera. Las cuevas donde habitaba se han secado por la remoción del bosque.	No ha sido vista desde que fue descrita por primera vez en 1989, a pesar de intensas búsquedas en las cuevas donde fue encontrada por primera vez.	La localidad tipo se encuentra en los bordes del Parque Nacional Los Mármoles, pero no se ha vuelto a encontrar en este lugar ni en los alrededores. Es necesario una investigación para conocer si la especie aún sobrevive.	E: solo se conoce de cuevas en Durango y alrededores, al norte de Hidalgo, a 2 160 msnm y con una distribución muy restringida de 417 km^2 (Parra-Olea y Wake 2004b; IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).
		Pseudoeurycea parva	Su hábitat es de unos 100 km^2 y su área de ocupación de menos de 10 km^2. Todos los individuos están en una sola localidad y hay una continua declinación de la calidad de su hábitat al suroeste de Oaxaca. La especie está posiblemente extinta (Parra-Olea y Wake 2004c).	Los bosques del Cerro Baúl han sido extremadamente perturbados y reducidos en extensión. Se requieren investigaciones para saber si la especie aún sobrevive.	La última vez que se vio fue en 1980. Todos los esfuerzos por encontrarla han fracasado desde entonces.	Si la especie existe se hacen necesarios programas de preservación y mantenimiento del Cerro Baúl.	E: solo del Cerro Baúl en el extremo oeste de Oaxaca, a 1 600 msnm y tiene una distribución muy restringida de 13 km^2 (Lynch y Wake 1989, IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).
		Pseudoeurycea aquatica	Su hábitat es de unos 100 km^2 y su área de ocupación de menos de 10 km^2. Todos los individuos están en una sola localidad y hay una continua declinación de la calidad de su hábitat en Totontepec, México. La especie está posiblemente extinta (Parra-Olea y Wake 2004d).	El hábitat de bosque húmedo de esta especie ha sido totalmente destruído por la extracción de madera, cultivos y asentamientos humanos, factores que tal vez han contribuido a la desaparición de la especie.	Solo es conocida de tres ejemplares recolectados hace más de 20 años. Ha habido muchos esfuerzos por encontrarla y todos han fracasado (IUCN 2006).	Se requiere saber si la especie aún continúa existiendo.	E: solo de Totontepec, en la parte centro-oeste de Oaxaca, a 2 500 msnm y tiene una distribución muy restringida de 123 km^2 (Wake y Campbell 2001; IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).
		Pseudoeurycea naucampatepetl	Su hábitat es de unos 100 km^2 y su área de ocupación de menos de 10 km^2. Todos los individuos están en una sola localidad y hay una continua declinación de la calidad de su hábitat en la parte central de Veracruz. La especie está posiblemente extinta (Parra-Olea y Wake 2004e).	Muchos de sus hábitats originales se han perdido por extracción de madera, agricultura y asentamientos humanos.	Es conocida solo de cinco ejemplares. No ha sido vista en 20 años a pesar de su búsqueda entre 2003 y 2004 (IUCN 2006).		E: solo el Cofre de Perote y Cerro Volcancillo en la Sierra Madre Oriental, en la parte central de Veracruz, entre 2 500 y 3 000 msnm. Presenta una distribución restringida de 59 km^2 (Parra-Olea *et al.* 2001; IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).
		Pseudoeurycea nigromaculata	Su hábitat es de unos 100 km^2 y su área de ocupación de menos de 10 km^2. Hay una continua declinación de la calidad de su hábitat en la parte central de Veracruz. La especie está posiblemente extinta (Parra-Olea y Wake 2004f).	Muchos de sus hábitats originales (bromelias, hábitat inusual para una salamandra) se han perdido por extracción de madera, agricultura y asentamientos humanos (Wake 1987; Parra-Olea 1998).	Antes relativamente común, ahora es rara. La última vez que se vio fue a mediados de los 80 (Wake 1987; Parra-Olea 1998).	Protección de los algunos remanentes de bosque en los dos sitios conocidos donde ha sido vista la especie. Investigación para saber si la especie existe.	E: presenta una distribución disyunta en dos sitios: pico del Cerro Chicahuaxtla, Cuatlalpan a 1 600 msnm y en el Volcán San Martín entre 1 200 y 1 300 msnm. Ambos sitios, al sur del estado de Veracruz. La especie presenta una distribución muy restringida de 77 km^2 (IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).

Orden	Familia	Especie	Críticamente en peligro	Amenazas	Población	Medidas de conservación	Distribución
Urodela (cont.)	Plethodontidae (cont.)	*Pseudoeurycea praecellens*	Su hábitat es de unos 100 km^2 y su área de ocupación de menos de 10 km^2. Todos los individuos están en una sola localidad y hay una continua declinación de la calidad de su hábitat en la ciudad de Córdoba, Veracruz. La especie está posiblemente extinta (Parra-Olea y Wake 2004g).	Desde hace 50 años, cuando la especie fue descubierta, Córdoba ha crecido considerablemente por la expansión de cultivos y asentamientos humanos. Su hábitat disponible ha sido transformado como para dudar de la sobrevivencia de la especie.	Conocida solo del holotipo (Wake y Lynch 1976; Parra-Olea *et al.* 1999).	Trabajos de campo en los alrededores de Córdoba son necesarios para localizar cualquier hábitat donde la especie pueda existir.	E: se conoce de la Hacienda El Potrero, cerca de la ciudad de Córdoba, en la parte centro-oeste de Veracruz. Presenta una distribución muy restringida de 23 km^2 (IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).
		Thorius infernalis	Su hábitat es de unos 100 km^2 y su área de ocupación de menos de 10 km^2. Todos los individuos están en una sola localidad y hay una continua declinación de la calidad de su hábitat en la parte norte-centro de Oaxaca. La especie está posiblemente extinta (Parra-Olea y Wake 2004h).	Buena parte de su hábitat son ahora plantaciones de café y, los remanentes de bosque también se encuentran bajo severas presiones de expansión de agricultura y asentamientos humanos.	Solamente dos ejemplares se conocen y posiblemente nunca fue común. No ha sido vista desde los inicios de los 80 a pesar de su búsqueda.	Son urgentes medidas de conservación a lo largo del transecto Milpillas-Atoyac. También se requiere investigación de campo para saber si la especie aún existe.	E: Sierra Madre del Sur en Guerrero, a 1 140 msnm. Presenta una distribución muy restringida de 32 km^2 (Hanken *et al.* 1999) .
		Thorius magnipes	Su hábitat es de unos 100 km^2 y su área de ocupación de menos de 10 km^2. Todos los individuos están en una sola localidad y hay una continua declinación de la calidad de su hábitat en la parte central de Veracruz. La especie está posiblemente extinta (Parra-Olea y Wake 2004i).	Alteración del hábitat de bosque original, debido a la agricultura.	Siempre ha sido rara, pero parece que sus poblaciones han declinado pues no ha sido vista desde hace 20 años a pesar de su búsqueda.		E: sur de Puerto del Aire, Veracruz, a 2 475 msnm. Presenta una distribución muy restringida de 27 km^2 (IUCN y Global Amphibian Assessment 2006).
		Thorius narismagnus	Su hábitat es de unos 100 km^2 y su área de ocupación de menos de 10 km^2. Ha habido una continua declinación en la extensión y calidad de su hábitat y del número de individuos maduros en el sureste de Veracruz. La especie está posiblemente extinta (Parra-Olea y Wake 2004j).	Pérdida del bosque original debido a la transformación en tierras para cultivo. Otra probable amenaza es la quitridiomicosis.	Nunca ha sido una especie común y no ha sido vista desde inicios de 1980 a pesar de los intentos por encontrarla.	Si la especie aún persiste, se requiere continuar con la protección y mantenimiento de los hábitats donde posiblemente se encuentre la especie.	E: presenta una distribución disyunta en dos localidades: el Parque Nacional San Martín y el Parque Nacional Santa Marta, ambos en la Sierra de Los Tuxtlas, entre 500 y 1 200 msnm (Shannon y Werler 1955).
		Thorius narisovalis	Se estima que la población ha disminuido drásticamente (en un 80%) en las últimas tres generaciones y debido a que la extensión de su hábitat es menor de 100 km^2, su distribución ha sido severamente fragmentada. Sus poblaciones también han disminuido por la declinación en la calidad de su hábitat y disminución en el número de individuos. La especie está posiblemente extinta (Parra-Olea y Wake 2004k)	Se piensa que su mayor amenaza ha sido el impacto de la erupción volcánica.	Fue una especie extremadamente común. Los recientes intentos por encontrarla han fracasado.	Aunque algunos individuos se encuentran en el Parque Nacional Benito Juárez, es necesario conservar los remanentes de bosque que quedan en la Sierra de Juárez. También es importante investigar las posibles razones de la declinación de las poblaciones.	E: se encuentra en tres sitios: Sierra San Felipe en la Sierra de Juárez y montañas de Tlaxiaco, en la parte norte y centro de Oaxaca, entre 2 600 y 3 000 msnm (Wake 1987; Parra-Olea *et al.* 1999).

PH: pérdida del hábitat.
E: endémica.

Apéndice 11.1
Diversidad de algunos grupos de organismos en el mundo y en México

Apéndice 11.1a Diversidad de pteridofitas en el mundo y en México

Pteridofitas	Especies descritas en el mundo[1]	Especies descritas de México[2]	Especies endémicas de México[2]	Especies incluidas en esta obra[2]	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra[2]
Aspleniaceae	720	91	20	91	3
Blechnaceae	200	20	1	20	
Cyatheaceae	620	14	1	14	1
Davalliaceae	44	10		10	
Dennstaedtiaceae	370	34	4	34	6
Dicksoniaceae	20	5	1	5	
Dryopteridaceae	1 700	55	30	55	
Equisetaceae	15	4		4	1
Gleicheniaceae	125	7		7	
Grammitidaceae	450	38	3	38	
Hymenophyllaceae	600	51	1	51	
Isoetaceae	150	6	2	6	
Lomariopsidaceae	525	70		70	2
Lophosoriaceae	1	1		1	
Lycopodiaceae	380	23	1	23	
Marattiaceae	100	6		6	
Marsileaceae	75	8		8	
Metaxyaceae	1	1		1	
Ophioglossaceae	75	14	2	14	
Osmundaceae	22	2		2	1
Plagiogyriaceae	30	1		1	
Polypodiaceae	700	102	18	102	16
Psilotaceae	12	2		2	
Pteridaceae	825	236	46	236	24
Salviniaceae	10	4		4	
Schizaeaceae	180	26	10	26	5
Selaginellaceae	700	83	30	83	
Tectariaceae	230	36		36	8
Thelypteridaceae	900	71	8	71	9
Woodsiaceae	700	46		46	
Total	**10 480 - [13 025]**[3]	**1 067**	**178**	**1 067**	**76**

[1] Mabberley 1997.
[2] Mickel y Smith 2004.
[3] IUCN 2004.

Apéndice 11.1b Diversidad de gimnospermas en el mundo y en México

Gimnospermas	Especies descritas en el mundo	Especies descritas de México[3]	Especies incluidas en esta obra*	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra*
Cupressaceae	1 331	26	33	23
Ephedraceae	652	7	7	1
Pinaceae	2 251	88	54	34
Podocarpaceae	1 851	4	3	
Taxaceae	231	1	1	
Taxodiaceae		1	1	
Zamiaceae	1 422	23	52	5
Total	**773 - [980]**[4]	**150**	**151**	**63**

1 Farjon 2001.
2 Mabberley 1997.
3 Villaseñor 2004.
4 IUCN 2004.
* Otros autores actualizaron información para los siguientes grupos: Gimnospermas (J. Pérez de la Rosa com. pers.); Cycadaceae (G. Vargas-Amado com. pers.).

Apéndice 11.1c Diversidad de angiospermas (dicotiledóneas) en el mundo y en México

Dicotiledóneas	Especies descritas en el mundo[a]	Especies descritas de México[b]	Especies incluidas en esta obra*	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra*
Acanthaceae	3 450	399	317	14
Aceraceae	113	5	5	
Achatocarpaceae	6	4	4	
Actinidaceae	340	27	26	1
Aizoaceae	1 850	4	4	
Amaranthaceae	750	142	141	9
Anacardiaceae	875	83	65	8
Annonaceae	2 150	55	51	2
Apiaceae	3 540	214	102	3
Apocynaceae	1 850	125	100[c]	
Aquifoliaceae	420	23	23	7
Araliaceae	1 325	30	36	
Aristolochiaceae	475	68	98	
Asclepiadaceae	2 800	305	301[c]	4[c]
Asteraceae (Compositae)	21 000	3 341	3297[d,e]	656[d,e]
Balanophoraceae	44	3	2	
Balsaminaceae	850	3	6	
Basellaceae	20	3	5	
Bataceae	2	1	1	
Begoniaceae	900	92	92	2
Berberidaceae	680	35	48	3
Betulaceae	110	12	5	2
Bignoniaceae	750	88	91	8
Bixaceae	16	8	6	1
Bombacaceace	250	18	19	3
Boraginaceae	2 300	299[f]	299[f]	25[f]
Brassicaceae	3 250	213	126	24
Brunelliaceae	52	3	1	
Burseraceae	540	100	87[g]	4[g]
Buxacaceae	70	7	6	
Cabombaceae	6	4	2	
Cactaceae	1 400	1 032	693[h,i]	386[h,i]
Caesalpiniaceae	2 175	267	227[j]	99[j]
Callitrichaceae	17	6	5	
Campanulaceae	2 000	109	49	5
Capparaceae	650	74	50	7
Caprifoliaceae	420	54	35	7
Caricaceae	33	8	7	
Caryophyllaceae	2 300	130	75	12

Apéndice 11.1c [*continúa*]

Dicotiledóneas	Especies descritas en el mundo[a]	Especies descritas de México[b]	Especies incluidas en esta obra*	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra*
Cecropiaceae	180	9	9	1
Celastraceae (incl. Hippocrateaceae)	1 300	118	90	1
Ceratophyllaceae	6	4	3	1
Chenopodiaceae	1 510	91	91	2
Chloranthaceae	75	1	1	
Chrysobalanaceae	460	14	15	3
Cistaceae	175	16	11	
Clethraceae	78	17	25	
Clusiaceae	1 370	54	43	5
Combretaceae	500	18	26	1
Connaraceae	180	8	7	
Convolvulaceae	1 600	250	238	11
Coriariaceae	5	1	2	
Cornaceae	120	4	4	
Crassulaceae	1 100	281	377[k]	40[k]
Crossosomataceae	11	5	2	
Cucurbitaceae	775	151[ℓ]	147[ℓ]	20[ℓ]
Cunoniaceae	340	4	4	
Cuscutaceae	145	58	54	1
Cyrillaceae	14	1		
Datiscaceae	4	1		
Dichapetalaceae	160	4	4	2
Dilleniaceae	300	9	10	1
Dipsacaceae	250	1	1	
Droseraceae	110	3	3	
Ebenaceae	485	33	33	
Elaeocarpaceae	540	9	8	
Elatinaceae	34	5	6	
Eremolepidaceae	11	1		
Ericaceae (incl. Pyrolaceae)	3 400	118	57	5
Erythroxylaceae	240	12	12	
Euphorbiaceae	8 100	710[m]	710[m]	59[m]
Fabaceae	16 400	1390	1295[j]	243[j]
Fagaceae	700	180[n,o]	180[n,o]	2[n,o]
Flacourtiaceae	875	60	44	1
Fouquieriaceae	11	13	8	4
Frankeniaceae	81	6	6	
Garryaceae	13	12	9	2

Apéndice 11.1c [*continúa*]

Dicotiledóneas	Especies descritas en el mundo[a]	Especies descritas de México[b]	Especies incluidas en esta obra*	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra*
Gentianaceae	1 225	100	57	1
Geraniaceae	700	44	44	1
Gesneriaceae	2 900	113	55	4
Goodeniaceae	400	1	2	
Grossulariaceae	330	34	21	1
Gunneraceae	40	3	2	
Haloragaceae	145	8	8	
Hamamelidaceae	95	3	4	
Hernandiaceae	57	7	8	
Hippocastanaceae	15	2	3	
Hydrangeaceae	190	25	41	3
Hydrophyllaceae	270	124	57	17
Icacinaceae	320	11	9	
Illiciaceae	42	3	4	
Juglandaceae	63	15	18	3
Krameriaceae	15	12	17	3
Lacistemataceae	14	2	1	
Lamiaceae	6 700	565	303	24
Lauraceae	2 850	152	128	
Lecythidaceae	285	1	1	
Lennoaceae	4	4	4	
Lentibulariaceae	245	57	62	1
Linaceae	250	26	31	3
Loasaceae	260	57	52	6
Loganiaceae	570	38	44	1
Loranthaceae	900	38	24	
Lythraceae	600	121	169	10
Magnoliaceae	165	11	13	1
Malpighiaceae	1 100	145	85	19
Malvaceae	1 800	364	244	4
Marcgraviaceae	108	9	10	
Melastomataceae	4 950	364	203	
Meliaceae	565	32	31	3
Menispermaceae	450	18	20	
Menyanthaceae	40	3	5	
Mimosaceae		490	310[j]	8
Mitrastemonaceae	2	1		
Molluginaceae	130	1	4	
Monimiaceae	440	16	18	

Apéndice 11.1c [*continúa*]

Dicotiledóneas	Especies descritas en el mundo[a]	Especies descritas de México[b]	Especies incluidas en esta obra*	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra*
Monotropaceae	15	4		
Moraceae	1 100	65	44	4
Myricaceae	55	4	6	
Myristicaceae	440	4	3	
Myrsinaceae	1 250	129	100	
Myrtaceae	4 620	124	106	
Nelumboniaceae	2	1	1	
Nyctaginaceae	350	126	120	18
Nymphaeaceae	60	13	14	2
Nyssaceae	8	1	1	
Ochnaceae	370	15	16	
Olacaceae	200	11	9	1
Oleaceae	900	56	56	2
Onagraceae	650	214	109	21
Opiliaceae	32	4	5	
Orobanchaceae	230	90	2	1
Oxalidaceae	575	43	23	5
Papaveraceae	230	47	33	10
Passifloraceae	530	91	42	8
Pedaliaceae	95	9	8	1
Phytolaccaceae	65	15	14	
Piperaceae	1 940	270	254	2
Pittosporaceae	240	1	1	
Plantaginaceae	275	14	12	5
Platanaceae	8	7	7	9
Plumbaginaceae	730	4	6	
Podostemaceae	275	8	9	
Polemoniaceae	275	116	79	8
Polygalaceae	950	112	90	14
Polygonaceae	1 100	183	122	
Portulaceceae	380	49	26	
Primulaceae	825	20	13	7
Proteaceae	1 350	2	4	
Punicaceae	2	1	1	
Raflessiaceae	50	8	9	
Ranunculaceae	2 450	111	55	3
Resedaceae	80	1	3	
Rhamnaceae	900	123	92	36
Rhizophoraceae	120	3	3	

Apéndice 11.1c [*continúa*]

Dicotiledóneas	Especies descritas en el mundo[a]	Especies descritas de México[b]	Especies incluidas en esta obra*	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra*
Rosaceae	2 825	218	171	28
Rubiaceae	10 200	582[p,q,r]	582[p,q,r]	33[q,r]
Rutaceae	1 800	106	77	4
Sabiaceae	80	11	4	
Salicaceae	435	43	23	3
Santalaceae	540	1	1	
Sapindaceae	1 450	125	119	5
Sapotaceae	975	46	53	16
Saururaceae	6	1	1	
Saxifragaceae	660	17	16	
Schisandraceae	47	1	1	
Scrophulariaceae	5 100	380	424[s]	45[s]
Setchellanthaceae	1	1		
Simaroubaceae	110	25	31	1
Simmondsiaceae	1	1	2	
Solanaceae	2 950	455	420	13
Sphenocleaceae	3	1	1	
Staphyleaceae	27	8	6	
Sterculiaceae	1 500	84	82	3
Styracaceae	160	14	13	
Surianaceae	5	1	2	
Symplocaceae	250	21	19	
Tamaricaceae	54	1	1	
Theaceae	610	22	14	2
Theophrastaceae	90	13	12	1
Thymelaeaceae	750	18	17	
Ticodendraceae	1	1		
Tiliaceae	680	73	73	1
Tovariaceae	2	1	1	
Trigoniaceae	26	2	3	
Tropaeolaceae	89	1	4	
Turneraceae	100	11	10	1
Ulmaceae	175	21	20	
Urticaceae	1 050	82	74	4
Valerianaceae	300	39	27	1
Verbenaceae	950	216	178	
Violaceae	800	58	58	2
Viscaceae	385	102	77	8
Vitaceae	850	38	38	7

Apéndice 11.1c [*concluye*]

Dicotiledóneas	Especies descritas en el mundo[a]	Especies descritas de México[b]	Especies incluidas en esta obra*	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra*
Vochysiaceae	210	2	2	
Winteraceae	60	1	1	1
Zygophyllaceae	285	36	36	5
Total	**190 991 - [199 350]**[t]	**19 065**	**16 346**	**2 151**

[a] Mabberley 1997.
[b] Villaseñor 2004.
[c] Juárez-Jaimes *et al.* 2007.
[d] Villaseñor 2008.
[e] Castelo, Ricalde y Panero 2003-2005.
[f] Campos-Ríos 2008.
[g] Espinosa 2007.
[h] Guzmán 2003.
[i] Guzmán, Arias y Dávila 2003.
[j] Téllez 2008 (proy. en seguimiento).
[k] Meyrán y Chávez 2003.
[ℓ] Lira y Rodríguez-Arévalo 2006.
[m] Martínez-Gordillo *et al.* 2006.
[n] Valencia-Ávalos 2004.
[o] Valencia-Ávalos y Flores-Franco 2006.
[p] Lorence 1990.
[q] Borhidi y Diego 2002.
[r] Borhidi 2006.
[s] Méndez-Larios y Villaseñor 2001.
[t] IUCN 2004.
* Este dato incluye a las Leguminosas en sentido amplio (Mimosaceae, Fabaceae y Caesalpiniaceae).
** Otros autores actualizaron información para los siguientes grupos: Acacia y Albizia (L. Rico com pers.); Apocynaceae y Asclepiadaceae (V. Juárez, L. Alvarado y J.L. Villaseñor com. pers.); Amaranthaceae y Chenopodiaceae (H. Flores-Olvera y S. Zumaya com. pers.); Aristolochiaceae (B. González com. pers.); Betulaceae (R.M. Fonseca com. pers.); Burseraceae (D. Espinosa com. pers.); Cactaceae (U. Guzmán y S. Arias com. pers.); Clethraceae (L.M. Stanek com. pers.); Convolvulaceae (E. Carranza com pers.); Cuscutaceae (J.M. Castro com. pers.); Ericaceae (R. Fragoso com. pers.); Euphorbiaceae (M. Martínez-Gordillo com. pers.); Lauraceae (F. Lorea com. pers.); Lentibulacriaceae (S. Zamudio com. pers.); Melastomataceae (R. de Santiago com pers.); Moraceae (G. Ibarra com. pers.); Nyctaginaceae (P. Hernández com pers.); Phytolaccaceae (L. Alamilla y M. Gual com. pers.); Sapindaceae (P. Acevedo com. pers.); Solanaceae (M. Martínez, J.C. Montero-Castro, A. Rodríguez y F. Chiang com. pers.); Theaceae (I. Luna y O. Alcántara com. pers.); Tiliaceae (M. Gual com. pers.); Verbenaceae (S. Peralta com. pers.).

Apéndice 11.1d Diversidad de angiospermas (monocotiledóneas) en el mundo y en México

Monocotiledóneas	Especies descritas en el mundo[a]	Especies descritas de México[b]	Especies incluidas en esta obra[c,*]	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra[c,*]
Agavaceae	210	285	239	70
Alismataceae	100	24	21	8
Alliaceae	850	52	64	5
Alstroemeriaceae	150	5	5	
Amaryllidaceae	725	82	92	1
Anthericaceae	500	55	67	
Araceae	2 550	129	127	16
Arecaceae	2 650	124	131	2
Asparagaceae	150		5	
Asphodelaceae	750		11	
Asteliaceae	35		1	
Bromeliaceae	2 400	356	360	31
Burmanniaceae	160	8	8	
Calochortaceae	60	22	24	6
Cannaceae	10	3	5	
Commelinaceae	640	160	124	19
Convallariaceae	200	6	18	3
Cyclanthaceae	200	10	6	
Cymodoceaceae	14	3	3	
Cyperaceae	4 350	441	477	49
Dioscoreaceae	880	75	754	44
Dracaenaceae	220		7	
Eriocaulaceae	1 100	11	18	
Funkiaceae			1	
Haemodoraceae	100	1	1	
Heliconiaceae	100	23	15	2
Hemerocallidaceae	15		2	
Hyacinthaceae	770	5	10	
Hydrocharitaceae	80	5	9	1
Hypoxidaceae	220	12	12	
Iridaceae	1 700	121	113	18
Juncaceae	430	54	29	10
Juncaginaceae	20	3	4	1
Lemnaceae	25	19	16	
Liliaceae	4 950	7	8	1
Limnocharitaceae	100	3	3	
Marantaceae	535	23	15	
Mayacaceae	4	1	1	
Melanthiaceae	120	42	32	8

Apéndice 11.1d [*concluye*]

Monocotiledóneas	Especies descritas en el mundo[a]	Especies descritas de México[b]	Especies incluidas en esta obra[c,*]	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra[c,*]
Musaceae	200		4	
Najadaceae	32	3	6	
Nolinaceae		56	49	8
Orchidaceae	18 500	1162	1 130	27
Pandanaceae	875		1	
Phormiaceae	30		1	
Poaceae	9 500	1251	1 217[e,f]	2 12[e,f]
Pontederiaceae	32	15	16	
Potamogetonaceae	90	12	14	
Smilacaceae	320	28	25	4
Sparganiaceae	14	3	2	
Strelitziaceae	7		3	
Triuridaceae	40	1	4	
Typhaceae	12	2	3	
Xyridaceae	260	3	3	
Zannichelliaceae	12	1	1	
Zingiberaceae (incl. Costaceae)	1 100	16	21	3
Zosteraceae	18	3	3	
Total	**59 115 - [59 300]**[g]	**4 726**	**4 662**	**509**

[a] Mabberley 1997.
[b] Villaseñor 2004.
[c] Espejo y López-Ferrari 2006.
[d] Téllez 2008 (proy. en seguimiento).
[e] Dávila 2006.
[f] Dávila *et al.* 2006.
[g] IUCN 2004.
* Otros autores actualizaron información para los siguientes grupos: Cyperaceae (N. Diego y S. González com. pers.); monocotiledóneas en general (A. Espejo y A.R. López-Ferrari com. pers.).

Apéndice 11.1e Diversidad de coleópteros en el mundo y en México

Coleópteros	Especies en el mundo[1]	Especies estimadas en el mundo*	Especies descritas de México	Especies estimadas de México*	Especies endémicas de México	Especies incluidas en esta obra**	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra**
Adephaga							
Total Adephaga	***33 000***[1]	***33 000***[1]	***1 957***[2]	***1 957***[2]	***1 191***[2]	**780**	
Caraboidea							
Carabidae	30 000[1]	30 000[1]	1 957[2]	1 957[2]	1 191[2]	780	
Dytiscidae	3 000[1]	3 000[1]					
Polyphaga							
Total Polyphaga	***301 662 - 309 814***	***364 802***	***11 238***	***18 507***	***1 373***	***11 643***	**353**
Byrrhoidea	**~1 200**[3]	**~1 200**[3]	**64**[3]	**189**		**63**	
Elmidae	~1 200[3]	~1 200[3]	64[3]	189		63	
Hydrophiloidea	**2 000**[1]	**2 000**[1]					
Hydrophilidae	2 000[1]	2 000[1]					
Histeroidea	**3 000**[1] **- 3 900**[4]	**3 900**[4]	**281**[5]	**281**[5]		**282**	**1**
Histeridae	3 000[1] - 3 900[4]	3 900[4]	281[5]	281[5]		282[5,6]	1
Staphylinoidea	**39 247 - 42 417**	**42 417**	**1 138**	**5 392**	**177**	**1 641**	**27**
Agyrtidae	57[7]	57[7]	5	5			
Hydraenidae			71[6,8]	71[6,8]		71[6]	
Leiodidae	2 000[1] - 2 830[9]	2 830[9]	87	~300[9]	72[9]	100	2
Scydmaenidae	2 000[1]	2 000[1]					
Silphidae	190[10]	190[10]	11[10]	16	1	11	
Staphylinidae	30 000[1] - 32 340[11]	32 340[11]	964[12]	5 000[12]	104[12]	1 459[12,13]	25
Pselaphidae	5 000[1]	5 000[1]					
Scarabaeoidea	**26 882 - 26 964**	**26 964**	**1 656**	**1 684**		**1 937**	**109**
Hybosoridae						26	3
Geotrupidae			218	218		59[14]	6
Glaresidae						1	
Lucanidae	1 200[1] - 1 282[16]	1 282[16]	3	3		4[14,15]	
Melolonthidae			905[16]	905[16]		1 196[14]	37
Passalidae	682[14]	682[14]	82[14]	110		86[14]	
Scarabaeidae	25 000[1]	25 000[1]	419[16]	419[16]		520[14]	61
Ochodaeidae						35	
Pleocomidae							
Trogidae			29	29		10[14]	2
Buprestoidea	**12 000**[17] **- 15 000**[1]	**15 000**[1]	**782**[17]	**1 300**[17]		**217**	**8**
Buprestidae	12 000[17] - 15 000[1]	15 000[1]	782[17]	1 300[17]		217	8
Elateroidea	**10 200**[1]	**10 200**[1]					
Elateridae	9 000[1]	9 000[1]					

Apéndice 11.1e [*continúa*]

Coleópteros	Especies en el mundo[1]	Especies estimadas en el mundo*	Especies descritas de México	Especies estimadas de México*	Especies endémicas de México	Especies incluidas en esta obra**	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra**
Eucnemidae	1 200[1]	1 200[1]					
Cantharoidea	**10 500**[1]	**10 500**[1]					
Lycidae	3 500[1]	3 500[1]					
Lampyridae	2 000[1]	2 000[1]					
Cantharidae	5 000[1]	5 000[1]					
Bostrychoidea	**2 150**[1]	**2 150**[1]					
Anobiidae	2 150[1]	2 150[1]					
Cleroidea	**9 000**[1]	**9 000**[1]					
Cleridae	4 000[1]	4 000[1]					
Melyridae	5 000[1]	5 000[1]					
Cucujoidea	**40 550 - 41 550**	**41 550**	**1 395**	**1 395**		**205**	**3**
Nitidulidae	3 000[1]	3 000[1]				16	
Cucujidae	1 200[1]	1 200[1]					
Erotylidae	2 500[1]	2 500[1]	126[18]	126[18]		124[6,18]	3
Endomychidae	1 300[1]	1 300[1]					
Ciidae	550[19]	550[19]	42[19]	42[19]		42	
Coccinellidae	4 500[1]	4 500[1]				23	
Colydiidae	1 300[1]	1 300[1]					
Mordellidae	1 200[1]	1 200[1]					
Oedimeridae	1 000[1]	1 000[1]					
Anthicidae	3 000[1]	3 000[1]					
Meloidae	3 000[1]	3 000[1]					
Tenebrionidae	18 000[1] - 19 000[20]	19 000[20]	1 227[20]	1 227[20]			
Chrysomeloidea	**71 500**[1]	**71 500**[1]	**1 706**	**1 706**		**3 839**	**205**
Cerambycidae	35 000[1]	35 000[1]	1 383[21]	1 383[21]		1 556	76
Bruchidae	1 500[1]	1 500[1]	323[22]	323[22]		336[22,23]	
Chrysomelidae	35 000[1]	35 000[1]				1 947	129
Curculionoidea	**65 012**[1]	**120 000**[24]	**3 824**	**6 168**	**951**[25]	**3 459**	
Anthribidae	2 600[1]		58	58		58[24]	
Attelabidae	2 100[1]		49	49		49[24]	
Apionidae	2 200[1]		173	173		173[24]	
Belidae			2	2		2[24]	
Brentidae	2 300[1]		72	72		71[24]	
Curculionidae	50 000[1]		2 344[24]	4 688[24]	951[24]	1 997[24]	
Dryophthoridae			127[25]	127[25]		128[24]	

Apéndice 11.1e [*concluye*]

Coleópteros	Especies en el mundo[1]	Especies estimadas en el mundo*	Especies descritas de México	Especies estimadas de México*	Especies endémicas de México	Especies incluidas en esta obra**	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra**
Erirhinidae			21	21		21[24,27]	
Nemonychidae			2	2		2[24]	
Platypodidae			40	40		40[24]	
Rhynchitidae			76	76		76[24]	
Scolitydae	5 812[28]		860	860		842[24]	
Malacodermata	**8 421**[29]	**8 421**[29]	**392**[29]	**392**[29]	**245**[29]		
Total	**334 662 - 342 814 [351 785]**	**397 802**	**13 195**	**20 464**	**2 564**	**12 423**	**353**

[1] Lawrence 1982.
[2] Ball y Shpeley 2000.
[3] Santiago-Fragoso y Spangler 2000.
[4] Caterino y Vogler 2002.
[5] Navarrete-Heredia *et al*. 2004.
[6] Navarrete-Heredia 2003.
[7] Navarrete-Heredia y Newton 2002.
[8] Navarrete-Heredia y Quiroz-Rocha 2004.
[9] Peck 2000.
[10] Navarrete-Heredia y Fierros-López 2000.
[11] Newton 1990.
[12] Navarrete-Heredia y Newton 1996.
[13] Navarrete-Heredia *et al*. 2002.
[14] Morón, Reyes-Castillo y Deloya 2003.
[15] Reyes-Castillo 2002.
[16] Morón 1996.
[17] Hespenheide 1996.
[18] Navarrete-Heredia, Skelley y Quiroz 2004.
[19] Navarrete-Heredia y Burgos-Solorio 2000.
[20] Aalbu, Flores y Triplehorn 2002.
[21] Noguera y Chemsak 1996.
[22] Romero 2002.
[23] Romero 2004.
[24] M. Ordóñez *et al*. (com. pers.).
[25] Anderson y O'Brien 1996.
[26] Morrone y Cuevas 2004.
[27] Morrone 2004.
[28] Bright y Skidmore 1997.
[29] Zaragoza y Mendoza 1996.

* Cuando no se contó con datos de especies estimadas, se consideró el de especies descritas. Las celdas en blanco representan valores indeterminados.

** Otros autores actualizaron información para los siguientes grupos: Carabidae, Curculionoidea y Chrysomelidae (M. Ordóñez com. pers.); Cerambycidae (F. Noguera com. pers.); Scarabaeoidea (M.L. Baena, F. Pezzani y G. Halffter com. pers.); Staphylinidae (J.L. Navarrete-Heredia com. pers.).

Apéndice 11.1f Diversidad de dípteros en el mundo y en México

Dípteros	Especies en el mundo	Especies descritas de México	Especies estimadas de México*	Especies endémicas de México	Especies incluidas en esta obra	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra
Nematocera	**43 960**	**1 211**	**2 410**	**265**	**1 081**	**33**
Anisopodidae	100 [1]	4	4		4 [2]	
Bibionidae	675 [1]	40 [3]	40 [3]		33 [2]	2
Blephariceridae	300	3	3		3 [2]	
Cecidomyiidae	4 600 [1]	21	21		19 [2]	
Ceratopogonidae	5 360 [1]	197 [4]	197 [4]		197 [2]	
Chaoboridae	50 [1]	1	1		1 [2]	
Chironomidae	6 000 [5]	61 [5]	1 000 [5]		61 [2]	
Corethrellidae	61 [1]	7	7		7 [2]	
Culicidae	3 209 [6]	247 [7]	247	5	220 [2]	6
Ditomyiidae		3	3		3 [2]	
Dixidae	175 [1]	1	1		1 [2]	
Keroplatidae		3	3		3 [2]	
Limoniidae		83	83		278 [2]	18
Mycetophilidae	3 000 [1]	6	6		6 [2]	
Pediciidae					3	
Psychodidae	2 700 [1]	65 [8]	325		64 [2]	3
Scatopsidae	255 [1]	12	12		12 [2]	
Sciaridae	1 000 [1]	21	21		21 [2]	
Simuliidae	1 475 [1]	90 [9]	90 [9]		85 [2]	
Tipulidae	15 000 [9]	346	346	260 [10]	60 [2]	4
Brachycera	**28 092**	**880**	**880**	**12**	**564**	**3**
Athericidae	90 [1]				3	
Bombyliidae	4 800 [1]				195	
Dolichopodidae	6 500 [16]	203 [16]	203 [16]			
Mydidae	353 [1]	38 [11]	38 [11]	12	57 [12]	
Rhagionidae	520 [1]				15	
Scenopinidae	330 [1]				18	
Syrphidae	5 800 [1]	9	9		9 [12]	
Tabanidae	4 290 [13]	405 [13]	405 [13]		202 [12]	3
Tephritidae	4 200 [14]	224 [15]	224 [15]			
Muscidae					1	
Therevidae	850 [1]				52	

Apéndice 11.1f [*concluye*]

Dípteros	Especies en el mundo	Especies descritas de México	Especies estimadas de México*	Especies endémicas de México	Especies incluidas en esta obra	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra
Trichoceridae	110 [1]	1	1		1 [12]	
Vermilionidae	31 [1]				2	
Xylophagidae	111 [1]				3	
Xylomyidae	107 [1]				6	
Total	**72 052 - [151 000]** [16]	**2 091**	**3 290**	**277**	**1 645**	**36**

[1] Brown 2001.
[2] Ibáñez-Bernal, Hernández-Ortiz y Miranda 2005.
[3] Fitzgerald 2000 .
[4] Ibáñez-Bernal, Wirth y Huerta-Jiménez 1996.
[5] Andersen, Contreras-Ramos y Spies 2000.
[6] Ibáñez-Bernal, Strickman y Martínez 1996.
[7] Ward 1992.
[8] Ibáñez-Bernal 2000.
[9] Ibáñez-Bernal y Coscarón 1996.
[10] Contreras-Ramos y Gelhaus 2002.
[11] Papavero 1996.
[12] Ibáñez-Bernal 2008 (proy. en seguimiento).
[13] Ibáñez-Bernal y Coscarón 2000.
[14] Foote, Blanc y Norrbom 1993.
[15] Hernández-Ortiz 1996.
[16] Brusca y Brusca 2003.
* Cuando no se contó con datos de especies estimadas, se consideró el de especies descritas. Las celdas en blanco representan valores indeterminados.

Apéndice 11.1g Diversidad de himenópteros en el mundo y en México

Himenópteros	Especies descritas en el mundo	Especies estimadas en el mundo*	Especies descritas de México	Especies endémicas de México	Especies incluidas en esta obra[1,*]	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra**
Apoidea	**~20 000**[2]	**~20 000**[2]	**1 800**[3]		**2 129**	**176**
Ampulicidae					3	
Andrenidae					507	57
Apidae					520	40
Colletidae					98	9
Crabronidae					376	9
Halictidae					211	19
Megachilidae					338	38
Melittidae					11	
Sphecidae					65	4
Cephoidea	**79**[4]	**79**[4]				
Chalcidoidea	**23 535**[4]	**23 535**[4]	**908**[5-10]		**868**[1,5,6]	**4**
Agaonidae	650[4]	650[4]				
Aphelinidae	1 120[4]	1 120[4]			70[1,7]	
Chalcididae	1 875[4]	1 875[4]			166	3
Elasmidae	260[4]	260[4]				
Encyrtidae	3 825[4]	3 825[4]			126[1,8]	
Eucharitidae	380[4]	380[4]			5	
Eulophidae	3 900[4]	3 900[4]		77	175	
Eupelmidae	900[4]	900[4]			24	
Eurytomidae	1 425[4]	1 425[4]		34	60	
Leucospidae	240[4]	240[4]		3		
Mymaridae	1 400[4]	1 400[4]		7	46[1,9]	
Ormyridae	90[4]	90[4]			2	
Perilampidae	260[4]	260[4]		8	3	
Platygastridae	1 100[4]	1 100[4]			4	
Pteromalidae	4 115[4]	4 115[4]			95	
Signiphoridae	80[4]	80[4]			2	
Tanaostigmatidae	90[4]	90[4]			1	
Torymidae	1 150[4]	1 150[4]			39	1
Trichogrammatidae	675[4]	675[4]			50[1,10]	
Chysidoidea	**6 310**[4]	**6 310**[4]	**437**		**368**	
Bethylidae	2 200[4]	2 200[4]			149	
Chrysididae	3 000[4]	3 000[4]			130	
Dryinidae	1 100[4]	1 100[4]			88	
Embolemidae	10[4]	10[4]			1	
Cynipoidea	**2 946**[4]	**2 946**[4]	**168**[11]		**177**[11]	
Evanioidea	**1 050**[4]	**1 050**[4]			**4**	

Apéndice 11.1g [*concluye*]

Himenópteros	Especies descritas en el mundo	Especies estimadas en el mundo*	Especies descritas de México	Especies endémicas de México	Especies incluidas en esta obra[1,*]	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra**
Ichneumonoidea	**100 000**[4]	**113 000 - 115 000**	**1 269**		**1 371**	**66**
Braconidae	40 000[4]	13 000 - 15 000[12]	355[13]		462	6
Ichneumonidae	60 000[4]	~100 000[14]	914[14]		907	60
Stephanidae					2	
Megalodontoidea						
Proctotrupoidea	**6 148**[4]	**6 148**[4]	**95**[15]		**25**	
Ceraphronidae						
Megaspilidae	448[4]	448[4]				
Pelecinidae	2[4]	2[4]			1	
Diapriidae	2 300[4]	2 300[4]			7	
Proctotrupidae	310[4]	310[4]			2	
Scelionidae	3 000[4]	3 000[4]			15	
Siricoidea	88[4]	88[4]				
Tenthredinoidea	**5 293**[4]	**5 293**[4]				
Trigonalyoidea	**75**[4]	**75**[4]				
Trigonalidae	75[4]	75[4]				
Sphecoidea	**8 000**[4]	**8 000**[4]	**615**[16]			
Vespoidea	**24 284 - 24 314**	**35 514**	**1 021**	**194**	**1 408**	**181**
Bradynobaenidae	200[4]	200[4]				
Formicidae	8 800[4]	20 000[17]	501[18]	112[18]	525	28
Mutillidae	5 000[4]	5 000[4]			220	23
Sapygidae	80[4]	80[4]				
Scoliidae	300[4]	300[4]			8	2
Tiphiidae	1 500[4]	1 500[4]			126	3
Vespidae	4 170[4] - 4 200[19]	4 200[19]	346[19]	82[19]	347	60
Myrmosidae					1	
Pompilidae	4 200[4]	4 200[4]	173[20]		176	65
Rhopalosomatidae	34[4]	34[4]	1		5	
Total	**197 720 - 197 750**	**221 950 - 223 950**	**6 313**	**323**	**6 350**	**427**

[1] González-Hernández 2004, 2007.
[2] Michener 1979.
[3] Ayala, Griswold y Yanega 1996.
[4] Sharkey y Fernández 2006.
[5] González-Hernández 2000.
[6] Ruiz, Coronado, Myartseva y Luna 2004.
[7] Myartseva, Ruiz y Coronado 2004.
[8] Trjapitzin, Ruiz y Coronado 2004.
[9] Triapitsyn, Coronado y Ruiz 2004.
[10] Fursov, Coronado y Ruiz 2004.
[11] Díaz y Gallardo 2002.
[12] Shaw y Huddleston 1991.
[13] Wharton y Mercado 2000.
[14] Ruiz, Kasparyan y Coronado 2002.
[15] Loiácono y Margaría 2002.
[16] Ruiz, Coronado, Varela y Horta 2002.
[17] Holldobler y Wilson 1990.
[18] Rojas 1996.
[19] Rodríguez-Palafox 1996.
[20] Ruiz y Coronado 2002.

* Cuando no se contó con datos de especies estimadas, se consideró el de especies descritas. Las celdas en blanco representan valores indeterminados.
** Otros autores actualizaron información para los siguientes grupos: Apoidea (R. Ayala com. pers.); Cynipoidea (N. Díaz y F. Gallardo com. pers.).

Apéndice 11.1h Diversidad de lepidópteros en el mundo y en México

Lepidópteros (superfamilias)		**Especies descritas en el mundo**[1]	**Especies estimadas en el mundo**[1,*]	**Especies descritas de México**[1]	**Especies estimadas de México**[1,*]	**Especies incluidas en esta obra**[**]	**Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra**[**]
Micropterigoidea					1		
Eriocranioidea					1		
Hepialoidea		518	518	15	20		
Nepticuloidea		990	990	4	50		
Tischerioidea		81	125	1	10		
Incurvarioidea		589	589	16	35		
Tineoidea	*Total*	*5 727*	*12 130*	*145*	*555*	*108*[2]	2[2]
	Acrolophidae	270	350	76		53	1
	Tineidae	2 160	~4 000	35	75	3	
	Eriocottidae	212	212				
	Psychidae	1 001	~1 200	17		23	
	Arrhenophanidae	26	~50		4	13	1
	Amphitheridae	35	35				
	Schreckensteiniidae	8	8		1		
	Douglassidae	28	28				
	Bucculatricidae	247	247	4	25	3	
	Gracillariidae	1 740	~6 000	13	450	13	
Gelechioidea		18 230	45 000	396	1 825		
Copromorphoidea		623	623	6	10		
Yponomeutoidea		1 853	1 853	35	110		
Immoidea		246	450	2	5		
Pyraloidea		17 312	30 000[3]	1 375	3 045		
Pterophoroidea		1 309	1 309	43	80		
Sesioidea		1 964	1 964	117	230		
Zygaenoidea		1 609	1 609	127	150		
Cossoidea		2 054	2 054	154	175		
Castnioidea (inc. Castniidae)		170	180	14	18	19	4
Tortricoidea (Incl. Tortricidae)		8 945	8 945	495	1 000	240[4]	4
Uranioidea		814	814	30	50		
Geometroidea		21 190	21 190	2 508	3 000		
Papilionoidea	*Total*	*20 348 - 21 169*	*23 864*	*1 700 - 1 785*	*1 900*	*1 680*	*822*
	Hesperiidae	4 100	4 500	741		707	154
	Papilionidae	572[5] - 589	589	48 - 56		50	67
	Pieridae	1 222[5] - 1 275	1 275	77		80	84
	Nymphalidae	7 080 - 7 222[5]	~8 000	412		424	389
	Lycaenidae	5 955 - 6 564[5]	~7 000	244		419	128
	Riodinidae	1 419	2 500	178 - 255			

Apéndice 11.1h [*concluye*]

Lepidópteros (superfamilias)	Especies descritas en el mundo[1]	Especies estimadas en el mundo[1,*]	Especies descritas de México[1]	Especies estimadas de México[1,*]	Especies incluidas en esta obra**	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra**
Drepanoidea	1 056	1 056	2	5		
Bombycoidea (inc. Saturniidae)	4 810	4 810	341	350	194[6]	47[5]
Sphingoidea (inc. Sphingidae)	1 238	1 238	201	205	204[7]	57
Noctuoidea (Arctiidae)	44 025	44 025	6 550	9 500	418[8]	2
Total	**155 701 - 156 522**	**205 336**	**14 277 - 14 362**	**22 330**	**2 863**	**938**

[1] Heppner 2002.
[2] Davis 2000.
[3] Solís 1996.
[4] Razowski 1996.
[5] Llorente *et al*. 2006.
[6] Balcázar y Beutelspacher 2000a.
[7] León-Cortés 2000.
[8] Balcázar y Beutelspacher 2000b.
* Cuando no se contó con datos de especies estimadas, se consideró el de especies descritas. Las celdas en blanco representan valores indeterminados.
** Otros autores actualizaron información para los siguientes grupos: Castniidae (J. González com. pers.); Papilionoidea (J. Llorente, A. Luis-Martínez e I. Vargas com. pers.); Sphingidae (J.L. León-Cortés com. pers.).

Apéndice 11.1 i Diversidad de otros grupos de artrópodos en el mundo y en México

Otros grupos de artrópodos		Especies descritas en el mundo	Especies estimadas en el mundo*	Especies descritas de México	Taxones estimados de México*	Especies endémicas de México	Especies incluidas en esta obra**	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra**
Arachnida		**89 680 - 92 909**	**107 459 - 108 459**	**5 579**	**8 825**	**1 978**	**4 982**	**63**
Araneae (arañas)		34 000[1] - 37 000[2]	50 000[3]	2 506[4]	3 506[4]	1 759[4]	2 368	1
Palpigradi		80[2]	80[2]	1[5]	4[5]	1[5]	1	
Uropygi		101[2]	101[2]	2[5]	2[5]		2	
Amblypygi		126[2]	126[2]	14[5]	14[5]		21	
Schizomida		195[2]	195[2]	35[5]	35[5]		34	
Solífugos (solifugae)		1 065[2]	1 065[2]	57[5]	143[5]		57	
Falsos escorpiones (pseudoescorpionida)		3 100[2] - 3 239[6]	3 239[6]	151[7]	151[7]		138	
Ricinulei		53[2]	53[2]	10[5]	10[5]		10	
Opiliones (arañas patonas)		~4 500[2]	6 050 - 7 050[8]	283[8]	283[8]	218[8]	231	5
Scorpiones (alacranes)		1 260[2] - 1 350	1 350	177[9]	177[9]		230	45
Acaros (acari)		45 200[2,10]	45 200[2,10]	2 343[11,12]	4 500[12]		1 890	12
Chelicerata		**2 198**	**2 198**	**78**	**89**	**1**	**78**	
Onychophora (gusanos aterciopelados)		131[13]	131[13]	3[13]	14[13]	1	4	
Pentastomida		100[14]	100[14]	6[14]	6[14]		6	
Pycnogonida (arañas de mar)		1 163[15]	1 163[15]	42[16]	42[16]		41	
Xiphosura		4	4	1[17]	1[17]		1	
Tardigrada (ositos de agua)		800	800	26[18]	26[18]		26	
Hexapoda no insecta		**~8 000**	**~8 000**	**598**	**5 048**		**612**	**4**
Collembola		7 000[19]	7 000[19]	550[19]	5 000[19]		549	
Protura		~200[20]	~200[20]	17[20]	17[20]		14	3
Diplura		800[20]	800[20]	31[20]	31[20]		49	1
Myriapoda		**15 200**	**58 500 - 95 500**	**585**	**588**	**60**	**582**	**3**
Chilopoda		3 300[21]	6 000 - 10 000[21]	69[22]	69[22]	60[22]	69	
Symphyla		200[21]	500[21]	14[23]	17[23]		14	
Pauropoda		~700[21]	2 000 - 5 000[21]	4[23]	4[23]		4	
Diplopoda		11 000[21]	50 000 - 80 000[21]	498[24]	498[24]		495	3
Crustacea		**44 920**	**44 920 - [67 000]**	**5 387**	**5 857**		**2 852**	
Branchiopoda	*Total*						*96*	
	Anostraca	270	270	22[25]	22[25]			
	Notostraca			2[26]	2[26]			
	Diplostraca			121[27]	121[27]			
Remipedia		12[28]	12[28]	1[28]	1[28]		1	
Maxilopoda	*Total*						*284*	
	Cirripedia	1 138	1 138	53[29]	53[29]		4	
	Branchiura			6[30]	6[30]		6	
	Copepoda			557[31]	557[31]		274	

Apéndice 11.1 i [*concluye*]

Otros grupos de artrópodos		Especies descritas en el mundo	Especies estimadas en el mundo*	Especies descritas de México	Taxones estimados de México*	Especies endémicas de México	Especies incluidas en esta obra**	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra**
Ostracoda		8 000	8 000	883[32]	883[32]		287	
Malacostraca	*Total*						*2 184*	
	Stomatopoda			53[33]	53[33]		46	
	Mysidacea	1 000	1 000	34[34]	34[34]		40	
	Amphipoda	8 000	8 000	704[35]	704[35]		595	
	Isopoda	10 000	10 000	286[36,37]	286[36,37]		57	
	Tanaidacea	1 500	1 500	55[38]	55[38]		70	
	Cumacea	1 000	1 000	1 200[39]	1 200[39]		125	
	Decapoda	14 000	14 000	1 410[40]	1 880[40]		1 251	
Total		**159 998-163 227**	**221 077-281 157**	**12 227**	**20 407**	**2 039**	**9 106**	**70**

[1] Platnick 1989.
[2] Coddington y Colwell 2001.
[3] Turnbull 1973.
[4] Jiménez 1996.
[5] Vázquez 1996.
[6] Harvey 2002.
[7] Ceballos 2004.
[8] Kury y Cokendolpher 2000.
[9] Lourenco y Sissom 2000.
[10] Schatz 2002.
[11] Palacios-Vargas e Iglesias 2004.
[12] Hoffmann y López-Campos 2002.
[13] Monge-Nájera 2000.
[14] De Oliveira y Christoffersen 2002.
[15] Munilla 1999.
[16] Munilla 2002.
[17] Gómez-Aguirre 2002.
[18] Claps y Rossi 2002.
[19] Palacios-Vargas, Castaño-Meneses y Mejía-Recamier 2000.
[20] Palacios-Vargas 2000b.
[21] Minelli y Golovatch 2001.
[22] Foddai, Pereira y Minelli 2002.
[23] Scheller 2002.
[24] Bueno-Villegas, Sierwald y Bond 2004.
[25] Maeda-Martínez *et al.* 2002.
[26] Maeda-Martínez *et al.* 2002.
[27] Maeda-Martínez, Obregón-Barboza y García-Velazco 2002.
[28] Escobar-Briones y Yager 2002.
[29] Young y Ross 2000.
[30] Lopretto 2004.
[31] Suárez-Morales, Reid y Gasca 2000.
[32] Gío-Argáez, Machain-Castillo y Gaytán 2004.
[33] Hendrickx y Salgado-Barragán 2002.
[34] Escobar-Briones 2002.
[35] Escobar-Briones et a. 2002.
[36] Jass y Klausmeier 2004.
[37] Souza-Kury 2000.
[38] Escobar-Briones 2004.
[39] Roccatagliata 2004.
[40] Álvarez, Villalobos y Lira 1996.

* Cuando no se contó con datos de especies estimadas, se consideró el de especies descritas. Las celdas en blanco representan valores indeterminados.

** Otros autores actualizaron información para los siguientes grupos: Amplypygi, Palpigradi, Ricinulei, Schizomida, Solifugae y Uropygi (I. Vázquez com. pers.); Aranae (M.L. Jiménez com. pers.); Scorpiones (O. Francke y D. Sissom com. pers.); Tardigrada (M.C. Claps y G.C. Rossi com. pers.); Collembola (D. Estrada com. pers.); Amphipoda (I. Winfield com. pers.).

Apéndice 11.1j Diversidad de aves en el mundo y en México

Aves		Especies descritas en el mundo[1]	Especies descritas de México[2]	Especies incluidas en esta obra[2]	Subespecies incluidas en esta obra[2]
Tinamiformes		47	5	5	
Galliformes		214	26	26	2
Anseriformes		161	40	40	
Piciformes		355	30	30	1
Coraciiformes		152	11	11	
Trogoniformes		39	9	9	1
Cuculiformes		143	12	12	
Psittaciformes		358	21	21	1
Apodiformes		103	70	70	6
Strigiformes	*Total*	*291*	33	33	3
	Caprimulgiformes		16	16	1
Columbiformes		313	25	25	1
Gruiformes		196	24	24	
Ciconiiformes	*Total*	*1 027*	28	28	*1*
	Charadriiformes		114	114	7
	Podicipediformes		7	7	
	Pelecaniformes		17	17	
	Falconiformes		56	56	
	Procellariiformes		32	32	
	Gaviiformes		4	4	
	Phoenicopteriformes		1	1	
Passeriformes		5 712	515	515	13
Total		**9 111 - [9 672 - 9 721]** [3]	**1 096**	**1 096**	**37**

[1] Sibley y Ahlquist 1990. Ordenamiento basado en técnicas moleculares; el orden Strigiformes agrupa al Caprimulgiformes, y el orden Ciconiiformes agrupa a los siete siguientes.

[2] Navarro y Gordillo 2006. El dato considera las especies que al menos una parte del año habitan en el país.

[3] Dickinson 2003.

Apéndice 11.2

Síntesis de los datos recopilados en esta obra, de 1753 a la fecha, por quinquenios

Quinquenio	Monera y Protoctista	Hongos	Briofitas	Algas	Plantas vasculares	Artrópodos	Otros invertebrados	Vertebrados	Total
1753-1757	0	3	6	2	520	3	0	0	**534**
1758-1762	0	4	6	3	660	113	78	268	**1 132**
1763-1767	0	5	6	3	698	156	100	381	**1 349**
1768-1772	0	7	6	3	760	169	102	401	**1 448**
1773-1777	0	10	6	3	799	379	117	434	**1 748**
1778-1782	0	14	6	3	823	475	144	447	**1 912**
1783-1787	0	24	6	3	903	507	180	485	**2 108**
1788-1792	0	28	6	3	1 144	583	241	633	**2 638**
1793-1797	0	65	7	3	1 228	660	251	653	**2 867**
1798-1802	0	97	54	3	1 371	740	271	706	**3 242**
1803-1807	0	104	72	4	1 587	842	279	724	**3 612**
1808-1812	0	118	77	19	1 718	878	291	791	**3 892**
1813-1817	0	128	94	54	1 958	923	341	849	**4 347**
1818-1822	1	180	122	66	2 269	1 016	397	942	**4 993**
1823-1827	2	194	173	78	2 668	1 212	450	1 050	**5 827**
1828-1832	2	222	183	93	3 130	1 441	537	1 248	**6 856**
1833-1837	3	240	201	107	3 575	1 960	641	1 354	**8 081**
1838-1842	3	314	236	141	4 156	2 516	718	1 504	**9 588**
1843-1847	5	325	337	221	4 621	2 986	800	1 656	**10 951**
1848-1852	6	357	394	256	5 081	3 421	901	1 780	**12 196**
1853-1857	6	379	420	319	5 521	4 047	973	2 001	**13 666**
1858-1862	6	394	440	361	5 876	4 907	1 040	2 339	**15 363**
1863-1867	10	409	491	389	6 141	5 628	1 159	2 592	**16 819**
1868-1872	10	492	673	399	6 366	6 772	1 238	2 704	**18 654**
1873-1877	12	556	758	432	6 576	7 676	1 284	2 815	**20 109**
1878-1882	13	628	807	447	7 026	8 770	1 372	3 026	**22 089**
1883-1887	28	694	827	495	7 484	10 474	1 449	3 156	**24 607**
1888-1892	66	769	862	518	8 084	11 844	1 510	3 395	**27 048**
1893-1897	67	847	934	564	8 676	13 169	1 570	3 583	**29 410**
1898-1902	73	932	979	637	9 162	14 421	1 715	3 770	**31 689**
1903-1907	76	1 044	1 048	698	9 890	16 027	1 799	3 890	**34 472**
1908-1912	78	1 084	1 182	766	10 490	17 445	1 895	3 916	**36 856**
1913-1917	79	1 110	1 237	813	10 967	18 217	1 975	3 964	**38 362**
1918-1922	80	1 153	1 242	860	11 478	18 702	2 021	4 017	**39 553**

Quinquenio	Monera y Protoctista	Hongos	Briofitas	Algas	Plantas vasculares	Artrópodos	Otros invertebrados	Vertebrados	Total
1923-1927	87	1 174	1 275	954	12 160	19 330	2 065	4 068	**41 113**
1928-1932	91	1 196	1 303	1 008	12 651	19 925	2 159	4 138	**42 471**
1933-1937	92	1 232	1 322	1 053	13 225	20 753	2 251	4 251	**44 179**
1938-1942	95	1 271	1 339	1 099	13 852	21 724	2 354	4 429	**46 163**
1943-1947	95	1 324	1 365	1 177	14 197	22 568	2 422	4 489	**47 637**
1948-1952	103	1 396	1 386	1 212	14 476	23 226	2 466	4 578	**48 843**
1953-1957	105	1 454	1 407	1 275	14 703	24 085	2 542	4 685	**50 256**
1958-1962	105	1 577	1 430	1 314	15 009	25 080	2 594	4 803	**51 912**
1963-1967	108	1 658	1 450	1 355	15 347	26 214	2 646	4 921	**53 699**
1968-1972	111	1 769	1 486	1 406	15 970	27 618	2 707	5 028	**56 095**
1973-1977	113	1 902	1 515	1 439	16 644	29 062	2 748	5 115	**58 538**
1978-1982	113	1 983	1 571	1 462	17 289	30 290	2 777	5 177	**60 662**
1983-1987	113	2 087	1 641	1 496	17 949	31 509	2 804	5 247	**62 846**
1988-1992	120	2 143	1 676	1 522	18 823	32 484	2 836	5 312	**64 916**
1993-1997	131	2 180	1 699	1 551	19 545	33 244	2 875	5 375	**66 600**
1998-2002	132	2 195	1 705	1 560	20 051	33 786	2 906	5 457	**67 792**
2003-2007	132	2 199	1 705	1 561	20 289	33 965	2 909	5 489	**68 249**

Apéndice 12.1
Fuentes de datos de los vertebrados terrestres

Mamíferos

Se usó la base de datos de los mamíferos de América del Norte (Arita 2001, 2007) que fue creada con el propósito de analizar los patrones geográficos de la diversidad de los mamíferos de esta región. Esta base de datos se construyó tomando como base la experiencia adquirida en la elaboración de una base de datos similar para los mamíferos de México (Arita y Ceballos 1997). Se utilizó la información más reciente sobre la taxonomía y distribución de los mamíferos de América del Norte (Wilson y Ruff 1999).

La base completa incluye 833 especies de mamíferos terrestres que habitan la región y fue elaborada a partir de varias fuentes; la referencia principal fue la compilación de Wilson y Reeder (1993) para verificar nomenclatura y distribución general como referencia básica para homogeneizar la nomenclatura y eliminar problemas de sinonimia, pero en varios casos se recurrió a literatura especializada más reciente. Se elaboró un mapa base para dibujar las áreas de distribución de todas las especies de mamíferos terrestres de América del Norte. Para ello se empleó una proyección de área constante a fin de eliminar la distorsión causada por el gradiente latitudinal. Para cada especie se dibujó un área de distribución basada en los puntos marginales de registro, en forma similar a la empleada por Hall (1981). Dada la naturaleza, los propósitos y la extensión geográfica del presente proyecto, esta estimación del área de distribución resultó la más adecuada. Aunque existen otros criterios, basados en puntos de registro o en la extensión latitudinal, estos no resultan aplicables al tipo de datos que se utilizaron para este proyecto. El método empleado sobrestima el área real de distribución de las especies, pero el error es menor que el que surgiría de la subestimación a que otros métodos dan lugar. Los mapas presentados como resultado se pueden considerar como áreas máximas de distribución histórica de las especies. Para la captura de la información sobre distribución se empleó una rejilla de más de 15 500 cuadros de área constante que se sobrepuso al mapa de distribución de cada especie.

H.T. Arita (2001, 2007) revisó la veracidad y exactitud del sistema de bases de datos mediante búsquedas aleatorias en diferentes partes del sistema para detectar errores u omisiones evidentes. Los casos más comunes fueron registros de especies fuera de su distribución conocida o zonas particulares con riqueza de especies muy por encima o muy por debajo de los valores que una estimación experta podría predecir.

Aves

Se usaron los datos de Navarro-Sigüenza y Peterson (2008), quienes para 936 especies —de acuerdo con la taxonomía de la American Ornithologists' Union (1998) y sus adendas— elaboraron 1 027 mapas. Se consideraron solamente las especies residentes, para las cuales se seleccionaron 663 mapas.

La distribución potencial de cada especie se realizó con base en modelos cuantitativos del nicho ecológico fundamental de cada una, obtenidos con el programa Desktop-Garp, versión 1.1.3, utilizando como datos primarios 453 540 datos georreferenciados provenientes de B010, B043, B114, B144, C004, C024, E018, H027, H028, H291, H324, K016, L018, L121, P025, P028, P060, P104 y R196 (los datos de los proyectos del SNIB pueden consultarse en <*www.conabio.gob.mx*> y las colecciones fuente de datos son las siguientes:

- American Museum of Natural History, Nueva York, EUA
- Academy of Natural Sciences of Philadelphia, EUA
- Bell Museum of Natural History, University of Minnesota, EUA
- Museum für Naturkunde, Zentralinstitut der Humboldt-Universität zu Berlin, Alemania
- British Museum (Natural History), Tring, Inglaterra
- Zoologische Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Alemania
- Ubersee-Museum, Bremen, Alemania
- Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania, EUA
- California Academy of Sciences, San Francisco, California, EUA

- Centro de Investigaciones de Quintana Roo (Ahora en Ecosur Chetumal), Chetumal, Quintana Roo, México
- Canadian Museum of Nature, Ottawa, Ontario, Canadá
- Colección Ornitológica, Centro de Investigaciones Biológicas, UAEM, Cuernavaca, Morelos, México
- Datos observacionales, Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, México
- Cornell University Museum of Vertebrates, Ithaca, Nueva York, EUA
- Museo Civico Craveri di Storia Naturale, Bra, Italia
- State Darwin Museum of Natural History, Moscú, Rusia
- Denver Museum of Natural History, Denver, Colorado, EUA
- Delaware Museum of Natural History, Willmington, Delaware, EUA
- Department of Zoology, Manchester Museum, Inglaterra
- El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Quintana Roo, México
- Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México
- Museo de Zoología, Fes Zaragoza, UNAM, México
- Fort Hays State University, Hays, Kansas, EUA
- Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, EUA
- Senckenberg Museum, Frankfurt, Alemania
- Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria, Génova, Italia
- Colección Nacional de Aves, Instituto de Biología, UNAM, México
- Instituto de Ecología y Alimentos, Universidad Autónoma de Tamaulipas, Ciudad Victoria, México

Se emplearon 15 coberturas digitales ambientales, de las cuales cuatro se derivan del modelo digital de elevación de Hydro-1K y 11 de las climatológicas de alta resolución producidas por el proyecto WorldClim.

Los mapas se encuentran en formato Arc/GRID con resolución espacial de 0.01° y están proyectados en coordenadas geográficas (86.72 a 117.12° W, 14.54 a 32.73° N). Los valores de los pixeles están codificados como 0 = ausencia, 1 = presencia y como 'No Data' los espacios vacíos.

Los mapas producidos por GARP fueron editados de acuerdo con discontinuidades en áreas de predicción, refiriéndose la presencia de registros en la base de datos al conocimiento previo en la literatura (*e.g.* Rodríguez-Yáñez *et al.* 1994; Howell y Weeb 1995; AOU 1998). Como tal, los mapas representan la distribución nuclear de cada especie, generalmente dejando fuera las áreas de tránsito y de distribución ocasional. En algunos casos denotan la distribución de verano, de tránsito o de invierno.

Reptiles y anfibios

Se crearon modelos de predicción de 1 012 especies a partir de una base de datos utilizada en este estudio (Flores-Villela 2008) que concentra los datos de 106 diferentes colecciones y de los proyectos A014, A027, B002, B043, B099, B144, G015, H103, H104, H127, H245, H250, H330, J002, J112, K038, L003, L103, L283, M099, P028, P060, P132, Q049, R045, R067 y R232 financiados por la Conabio para el Sistema de Información Biológica (SNIB; los datos de los proyectos pueden consultarse en <*www.conabio.gob.mx*>). Esta base contiene 182 102 registros de anfibios y reptiles de México. Se trabajó para dejar esta base depurada con más de 99.5% de registros georreferidos (latitud y longitud) y con nombres actualizados (Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004). Se llevó a cabo un proceso de depuración geográfica y nomenclatural; en otras palabras, se revisó que la distribución de las especies coincidiera con los límites de la distribución conocida de cada especie o muy cercanos a ella y se eliminaron todos los registros en áreas donde era poco probable que la especie se encontrara (esto se realizó con la ayuda de ArcView 3.2a y Access). La revisión taxonómica y de distribución se basó en las revisiones recientes de taxonomía (Flores-Villela 1993a, b; Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004; Faivovich *et al.* 1991; Frost *et al.* 2006, revisada por Ó. Flores Villela y L. Canseco Márquez).

Con la base de registros puntuales se generaron los modelos de nicho ecológico para cada especie utilizando el algoritmo genético GARP (Genetic Algorithm for Ruleset Production, Stockwell y Peters 1999). Para realizar dichos modelos se emplearon 19 coberturas climáticas de México desarrolladas por Téllez (2004): temperatura promedio anual, oscilación diurna de la temperatura, isotermalidad, estacionalidad de la temperatura, temperatura máxima promedio del periodo más cálido (semana), temperatura mínima promedio del periodo más frío (semana), oscilación anual de la temperatura, temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso, temperatura promedio del cuatrimestre más seco, temperatura promedio del cuatrimestre más cálido, temperatura promedio del cuatrimestre más frío, precipitación anual (total), precipitación del periodo más lluvioso (semana), precipitación del periodo más seco (semana), estacionalidad de la precipitación, precipitación del cuatrimestre más lluvio-

so, precipitación del cuatrimestre más seco, precipitación del cuatrimestre más cálido y precipitación del cuatrimestre más frío. Estos mapas tienen una resolución de 1 km^2, aproximadamente (0.01° Lat-Lon); además se incluyeron las variables de aspecto, pendiente, índice topográfico y el modelo de elevación digital.

Se crearon 100 modelos para cada especie, utilizando criterios diferentes según el número de registros únicos que se tiene de cada una, tomando como división 10 registros. Lo anterior se basó en ejercicios previos para verificar los modelos. Para las especies con más de 10 registros se empleó la mitad de los registros para generar el modelo, dejando el porcentaje restante para prueba; los parámetros de los mejores modelos o *best subsets* fueron los parámetros predeterminados. Para las especies que tenían registros menores o iguales a 10, se utilizó la totalidad de los datos para correr los modelos y en *omission threshold* se utilizó el parámetro *soft* para asegurar que el programa hiciera los 100 modelos y a partir de ellos obtener los mejores, ya que de otra manera no necesariamente genera todos los modelos, con los parámetros fijados; entonces los anexa y una vez que completa el número especificado de mejores modelos termina con la especie en proceso y continúa con la siguiente.

El modelo empleado se obtuvo a partir de la suma de los mejores modelos y fue seleccionado a partir de una coincidencia de 80% en el caso de las especies con más de 10 registros y 60% en el caso contrario. Una vez obtenidos los modelos en formato GRID se convirtieron a vectores (*shape*s) y de ahí se hicieron los recortes, es decir, la edición de los modelos, para obtener las áreas de distribución por especie con los polígonos generados en la revisión geográfica (por expertos herpetólogos). Con las áreas de distribución se trazaron mapas de riqueza a diferentes escalas para los dos grupos.

Apéndice 12.2

Fuentes de datos de los registros de géneros nativos de angiospermas (2 663 géneros, de los cuales 220 endémicos)

A. Nodos consultados en la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (Remib)

1. Agentes bioactivos de plantas desérticas de Latinoamérica. 2003. Base de datos Remib-Conabio. Jardín Botánico, Instituto de Biología, unam, México, D.F.

2. Arreguín, M.L. 1996. Ejemplares tipo de plantas vasculares del Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Herbario ENCB. Base de datos Remib-Conabio. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, ipn, México, D.F.

3. Banco Nacional de Germoplasma Vegetal. 2001. Bangev. Base de datos Remib-Conabio. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Estado de México.

4. Barrios, R.M.A. 1996. Estudio florístico de la Sierra de Pachuca, Hidalgo, México. Herbario ENCB. Base de datos Remib-Conabio. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, ipn, México, D.F.

5. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2006. Repatriación de datos del herbario del Jardín Botánico de Nueva York. Base de datos Remib-Conabio, México, D.F.

6. Dávila, A.P. 2000. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. Base de datos Remib-Conabio. Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, unam, Tlalnepantla, Estado de México.

7. Dávila, A.P. 2003. La flora útil de dos comunidades indígenas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán: Coxcatlán y Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. Base de datos Remib-Conabio. Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, unam, Tlalnepantla, Estado de México.

8. Delgadillo, R.J. 1998. Cactáceas de la Península de Baja California, México. Herbario BCMEX. Base de datos Remib-Conabio. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California.

9. Delgadillo, R.J. 2000. Flora vascular de la Sierra de San Pedro Mártir, Baja California, México. Herbario BCMEX. Base de datos Remib-Conabio. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California.

10. Espejo Serna, A. 2000. Colección de monocotiledóneas mexicanas. Base de datos Remib-Conabio. Herbario Metropolitano, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México, D.F.

11. Ezcurra, R.E. 1997. Colección de cactáceas columnares de México. Base de datos snib-Remib-Conabio. Proyecto G003. Instituto de Ecología, Campus Morelia, unam, Morelia, Michoacán.

12. Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. 2000. Herbario ENCB. Base de datos Remib-Conabio. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, ipn, México, D.F.

13. Herbario de la Universidad Autónoma de Baja California, México. 2004. Herbario BCMEX. Base de datos Remib-Conabio. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California.

14. Herbario de la Universidad de Arizona. 2003. Herbario ARIZ. Base de datos Remib-Conabio. University of Arizona, Tucson, Arizona, EUA.

15. Herbario de la Universidad de Sonora. 2001. Herbario USON. Base de datos Remib-Conabio. Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad de Sonora, Hermosillo, Sonora.

16. Herbario de la Universidad de Texas. 2005. Herbarios LL y TEX. Base de datos Remib-Conabio. Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad de Texas, Austin, Texas, EUA.

17. Herbario del Centro de Investigación Científica de Yucatán, México. 2003. Herbario CICY. Base de datos Remib-Conabio. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán.

18. Herbario del Cibnor. 2002. Herbario CIBNOR. Base de datos Remib-Conabio. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., La Paz, Baja California Sur.

19. Herbario del Instituto de Ecología, A.C. 2004. Herbario IE-BAJÍO. Base de datos Remib-Conabio. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán.

20. Herbario del Instituto de Ecología, A.C. 2004. Herbario IE-XAL. Base de datos Remib-Conabio. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz.

21. Herbario del Instituto Nacional de Biodiversidad. 2001. Herbario INBIO. Base de datos Remib-Conabio. Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

22. Herbario Kew del Real Jardín Botánico. 2003. Royal Botanic Gardens Kew. Herbario K. Base de datos Remib-Conabio. Kew, Richmond, Surrey, Reino Unido.

23. Herbario Sessé y Mociño: Plantas de la Real Expedición Botánica a Nueva España (1787-1803). 2002. Herbario MA. Base de datos Remib-Conabio. Real Jardín Botánico de Madrid, csic, Madrid, España.

24. Herbario Weberbauer de la Universidad Nacional Agraria La Molina. 2002. Herbario Weberbauer. Base de datos Remib-Conabio. Universidad Nacional Agraria La Molina, La Molina, Perú.

25. Hinton, G.S. 2004. Herbarium de Geo. B. Hinton, México. Colección particular. Base de datos Remib-Conabio. Galeana, Nuevo León.

26. Lira, S.R. 2001. Estado actual y fitogeografía de las especies de la familia Cucurbitaceae endémicas de México. Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, unam. Base de datos Remib-Conabio. Tlalnepantla, Estado de México.

27. Panero, J.L. 2004. Colección de ejemplares tipo del Herbario de la Universidad de Texas. Herbarios LL y TEX. Base de datos Remib-Conabio. Universidad de Texas, Austin, Texas, EUA.

28. Rodríguez, J.C. 1995. Estudio monográfico del género *Echinopepon* Naud. (Cucurbitaceae) en México. Herbario ENCB. Base de datos Remib-Conabio. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, ipn, México, D.F.

29. Romero, R.S. 1998. Estudio taxonómico del género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. Base de datos Remib-Conabio. Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, unam. Tlalnepantla, Estado de México.

30. Vázquez, Y.C. 1999. Colección de árboles y arbustos nativos para la restauración ecológica y reforestación de México. Base de datos snib-Remib-Conabio. Proyecto J084. Instituto de Ecología, unam, México, D.F.

31. Villaseñor, R.J.L. 2002. Árboles de la Península de Yucatán, flora del Distrito de Tehuantepec, Oaxaca, y familia Asteraceae en México. Base de datos snib-Remib-Conabio. Proyectos U004, M056, P089 y Q069. Instituto de Biología, unam, México, D.F.

32. w3TROPICOS. 2002. Herbario MO. Base de datos Remib-Conabio. Jardín Botánico de Missouri, División de Investigación, St. Louis, Misuri, EUA.

B. Proyectos consultados en el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (snib)

1. Aluja S., M.R. 1999. Inventario e identificación de reservorios de parasitoides nativos de moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae) en el estado de Veracruz. Departamento de Ecología y Comportamiento Animal. Instituto de Ecología, A.C. Bases de datos snib-Conabio proyecto H296. México, D.F.

2. Aragón A., L. 2001. Etapa final de la captura y catalogación del Herbario del Instituto de Ecología, A.C. Centro Regional del Bajío, División de Vegetación y Flora. Instituto de Ecología, A.C. Bases de datos snib-Conabio proyecto Q017. México, D.F.

3. Arreguín S., M.L. 1998. Base de datos de ejemplares tipo de plantas vasculares del Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, ipn. Laboratorio de Botánica Fanerogámica. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, ipn. Bases de datos snib-Conabio proyecto G006. México, D.F.

4. Azpíroz R., H.S. 1998. Evaluación de la resistencia a la roya (*Uromyces appendiculatus*) en poblaciones silvestres y cultivadas de frijol, mediante el empleo de marcadores genéticos moleculares. Campo Experimental Valle de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, Sagar. Bases de datos snib-Conabio proyecto G027. México, D.F.

5. Balleza C., J.J. 2000. Flora del Cerro de Piñones, Juchipila, Zacatecas, México. Herbario UAZ. Universidad Autónoma de Zacatecas. Bases de datos snib-Conabio proyecto L114. México, D.F.

6. Baltazar M., B. 1998. Diversidad genética del cultivo del chile (*Capsicum* spp.) determinada por isoenzimas y rflp tipos: serrano, jalapeño, manzano y silvestres en su área de distribución. Instituto de Recursos Genéticos y Productividad, Colegio de Postgraduados. Bases de datos snib-Conabio proyecto G026. México, D.F.

7. Barajas M., J. 2001. Base de datos para la xiloteca del Instituto de Biología de la unam. Departamento de Botánica. Instituto de Biología, unam. Bases de datos snib-Conabio proyecto T004. México, D.F.

8. Bárcenas P., G. 2000. Banco de información sobre características tecnológicas de maderas mexicanas. Departamento de Productos Forestales y Conservación. Instituto de Ecología, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto K015. México, D.F.

9. Barrios R., M.A. 1998. Estudio florístico de la Sierra de Pachuca, Hidalgo, México. Laboratorio de Botánica Fanerogámica. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto G014. México, D.F.

10. Berlin, B. 1999. La etnobiología de los recursos nutritivos en las comunidades tzeltales en los Altos de Chiapas. Departamento de Ecología y Sistemática Terrestre. El Colegio de la Frontera Sur. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto M001. México, D.F.

11. Bonilla B., J.R. 1999. Flora acuática vascular del estado de Morelos, México. Laboratorio de Hidrobotánica, Centro de Investigaciones Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H141. México, D.F.

12. Bonilla B., J.R. 2002. Flora acuática vascular de las regiones hidrológicas R66 (lagos cráter del Nevado de Toluca) y R67 (Río Amacuzac-Lagunas de Zempoala), México. Laboratorio de Hidrobotánica, Centro de Investigaciones Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto S058. México, D.F.

13. Bonilla B., J.R. 2003. Flora acuática vascular del área focal Felipe Carrillo Puerto, Corredor Biológico Sian Ka'an-Calakmul, Quintana Roo, México. Laboratorio de Hidrobotánica, Centro de Investigaciones Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto Y025. México, D.F.

14. Bravo M., C. 1999. Inventario nacional de especies vegetales y animales de uso artesanal. Asociación Mexicana de Arte y Cultura Popular, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto J002. México, D.F.

15. Búrquez M., J.A. 1999. Diversidad vegetal en un gradiente en la Sierra Madre Occidental: flora y vegetación de la región de San Javier y Yécora, Sonora. Departamento de Ecología Funcional. Instituto de Ecología, Estación Regional Noroeste, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H122. México, D.F.

16. Bye B., R. 1998. Biodiversidad de *Datura* (Solanaceae) en México. Jardín Botánico. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P088. México, D.F.

17. California Academy of Sciences. 2001. Datos de especimenes del género *Opuntia* en México y EUA del Herbario CAS. Botany Department, California Academy of Sciences. California, EUA.

18. Cárdenas R., F.A. 1997. Catálogo para la utilización, conservación y disponibilidad de *Phaseolus* en México. Campo Experimental Valle de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, Sagar. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P047. México, D.F.

19. Castillo C., G. 2000. Diversidad y riqueza vegetal de los substratos rocosos del centro del estado de Veracruz. Departamento de Ecología Vegetal. Instituto de Ecología, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L228. México, D.F.

20. Castillo H., J.J. 1999. Las orquídeas de la Reserva de la Biosfera El Triunfo. Departamento de Áreas Naturales. Instituto de Historia Natural del Estado de Chiapas. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H297. México, D.F.

21. Ceballos G., G.J. 1997. Diversidad biológica y conservación del ecosistema de los perros de la pradera (*Cymomys ludovicianus*) en México. Laboratorio de Conservación y Manejo de Vertebrados. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B043. México, D.F.

22. Colunga G.M., S.P. 1997. Diversidad y conservación del germoplasma de henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) y su posible ancestro silvestre *Agave angustifolia* Haw. División de Biología Vegetal. Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B001. México, D.F.

23. Contreras J., J.L. 2001. Estudio florístico de la región de Cuetzalan, Puebla. Herbario HUAP. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L282. México, D.F.

24. Cuevas S., J.A. 2002. Computarización de la base de datos del Banco Nacional de Germoplasma Vegetal. Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto T031. México, D.F.

25. Dávila A., P. 1998. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán: II fase. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto F028. México, D.F.

26. Dávila A., P. 1998. Flora Novo Galiciana - Gramineae. Herbario MEXU. Instituto de Biología,

Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto F005. México, D.F.

27. Dávila A., P. 2001. Flora ilustrada del Valle de Tehuacán Cuicatlán: III fase. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto Q014. México, D.F.

28. Delgadillo R., J. 2000. Base de datos de la familia Cactaceae de la Península de Baja California, México. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto J020. México, D.F.

29. Delgadillo R., J. 2000. Vegetación y análisis fitogeográfico de la flora vascular de la Sierra de San Pedro Mártir, Baja California. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L077. México, D.F.

30. Diederik W., J.H. 2000. Ecología y biogeografía de epífitas vasculares de Chiapas, México. Departamento de Ecología y Sistemática Terrestre. El Colegio de la Frontera Sur. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L050. México, D.F.

31. Diego P., N. 1997. Lista florística de la Costa Grande del estado de Guerrero. Laboratorio de Plantas Vasculares. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B123. México, D.F.

32. Dorado R., O.R. 1997. Inventario florístico de la Sierra de Huautla, Morelos. Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B054. México, D.F.

33. Dredge D., D.M. 1997. Diseño, planeación y manejo sustentable de ecoturismo. Instituto de Ecología, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto C024. México, D.F.

34. Durán G., R. 1997. Distribución de las especies endémicas de la Península de Yucatán. Herbario U Najil Takin Xiw. Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B070. México, D.F.

35. Durán G., R. 1998. Base de datos del Herbario del Centro de Investigación Científica de Yucatán. Herbario U Najil Takin Xiw. Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P143. México, D.F.

36. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. 2001. Datos de especímenes del género *Opuntia* en México del Herbario ENCB. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México, D.F.

37. Espejo S., M.A. 1998. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística. Parte II. Departamento de Biología. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto G016. México, D.F.

38. Espejo S., M.A. 1998. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística. Departamento de Biología. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P015. México, D.F.

39. Espinosa G., F.J. 2003. Malezas introducidas en México. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto U024. México, D.F.

40. Ezcurra R., E. 1998. Patrones biogeográficos de las cactáceas columnares de México. Instituto de Ecología, Campus Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto G003. México, D.F.

41. Fernández N., R. 1997. Estudio monográfico de la familia Rhamnaceae en México. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B059. México, D.F.

42. Fernández N., R. 1999. Computarización del Herbario ENCB. Fase I (Base de datos de los ejemplares del Valle de México). Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto J114. México, D.F.

43. Fernández N., R. 2002. Computarización del Herbario ENCB. Fase II. Base de datos de los ejemplares de la familia Burseraceae y Nyctaginaceae y base de datos digitalizada de los ejemplares tipo de plantas vasculares del Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto T002. México, D.F.

44. Flores G., J.S. 1998. Incremento de los bancos florístico y etnobotánico de la Península de Yucatán. Departamento de Botánica. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P112. México, D.F.

45. Flores G., J.S. 1999. Actualización del banco de datos florístico de la Península de Yucatán (BAFLOPY). Departamento de Botánica. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de

Yucatán. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H146. México, D.F.

46. Flores V., O. 1994. Historia natural del parque ecológico estatal de Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México. Museo de Zoología Alfonso L Herrera. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto A004. México, D.F.

47. García A., A. 2000. Florística de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Departamento de Fauna Silvestre. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional Durango. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L035. México, D.F.

48. García C., C.J. 1999. Manual ilustrado de las orquídeas silvestres del estado de Morelos. Herbario AMO. Instituto Chinoin, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H043. México, D.F.

49. García M., A.J. 2000. Revisión taxonómica del género *Furcraea* (Agavaceae) en México y Guatemala. Jardín Botánico. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H111. México, D.F.

50. García M., A.J. 2003. Revisión de las Agavaceae (*sensu stricto*), Crassulaceae y Liliaceae incluidas en el PROY-NOM-059-ECOL-2000. Jardín Botánico. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto W020. México, D.F.

51. García M., A.J. 2003. Sistemática y distribución actual de los *Agave* spp. mezcaleros. Jardín Botánico. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto V029. México, D.F.

52. García R., I. 2001. Flora del Parque Nacional Pico de Tancítaro, Michoacán. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Michoacán. Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H304. México, D.F.

53. Gómez S., M. 1997. Flora vascular del cerro El Zamorano. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L002. México, D.F.

54. González E., M. 1998. Árboles de Chiapas: registro georreferenciado de los ejemplares depositados en el herbario de la Academia de Ciencias de California (CAS). Departamento de Ecología y Sistemática Terrestre. El Colegio de la Frontera Sur. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto F019. México, D.F.

55. González E., M. 1998. Florística de áreas protegidas en el estado de Durango. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Durango. Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H100. México, D.F.

56. González E., M.S. 1998. Base de datos sobre la flora de Durango. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Durango. Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P005. México, D.F.

57. González L., M. 1998. El género *Festuca* (Poaceae: Pooideae) en México. Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P076. México, D.F.

58. González M., F. 1998. Lista florística preliminar de Tamaulipas. Departamento de Botánica. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P092. México, D.F.

59. Guadarrama O., M.A. 2000. Flora de la Reserva de la Biosfera de los Pantanos de Centla en el estado de Tabasco, Méx. Herbario UJAT. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L138. México, D.F.

60. Gutiérrez B., C. 2001. La vegetación y flora de las lagunas de Catazajá-Emiliano Zapata. Herbario Etnobotánico. Centro de Investigaciones Históricas y Sociales, Universidad Autónoma de Campeche. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto R038. México, D.F.

61. Hágsater G., E. 1998. Diversidad y conservación de orquídeas de la región de Chimalapa, Oaxaca, México. Herbario AMO. Instituto Chinoin, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto G024. México, D.F.

62. Hágsater G., E. 1999. Estudio taxonómico-florístico de la familia Orchidaceae en el Bajío: tribus Epidendrae y Maxillariae. Herbario AMO. Instituto Chinoin, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H098. México, D.F.

63. Herbario Nacional de México. 2001. Datos de especimenes del género *Opuntia* en México, EUA y Centroamérica del Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

64. Hernández L., L. 1999. Las especies endémicas de plantas en el estado de Jalisco, su distribución y conservación. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto J021. México, D.F.

65. Hernández S., L.G. 1998. Diversidad florística y endemismo en la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Instituto de Ecología y Alimentos, Universidad Autónoma de Tamaulipas. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P023. México, D.F.

66. Herrera A., Y. 1997. Estudio biosistemático del género *Bouteloua* (Poaceae) en México. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Durango. Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B061. México, D.F.

67. Herrera A., Y. 2001. Manual de las gramíneas de Durango. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Durango. Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto R035. México, D.F.

68. Herrera A., Y. 2005. Estudio taxonómico y base de datos del género *Muhlenbergia* de México. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Durango. Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto V024. México, D.F.

69. Hinton, G. 2004. Colección particular Hinton. Herbarium of Geo. B. Hinton. Base de datos SNIB-Remib-CONABIO. Nuevo León, México

70. Ishiki I., M. 2002. Flora leñosa de la reserva La Selva El Ocote. Departamento de Ecología y Sistemática Terrestre. El Colegio de la Frontera Sur. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto R244. México, D.F.

71. Jiménez R., J. 2002. Base de datos de las regiones prioritarias 113 y 120 en los municipios de Zirándaro y Coahuayutla (Guerrero). Herbario FCME. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto R177. México, D.F.

72. Jiménez R., J. 2003. Fusión y actualización de las bases de datos del Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM (FCME), Guerrero. Herbario FCME. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto U008. México, D.F.

73. Lebgue K., T. 2001. Flora de las Barrancas del Cobre. Departamento de Recursos Naturales y Ecología. Facultad de Zootecnia, Universidad Autónoma de Chihuahua. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto R102. México, D.F.

74. León G., C. 2001. Manual para la identificación de lianas en el campo. Departamento de Botánica. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto R167. México, D.F.

75. León L., J.L. 1998. Inventario florístico en Baja California Sur: Región del Cabo e islas adyacentes. División de Biología Terrestre. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P127. México, D.F.

76. León L., J.L. 1999. Inventarios florísticos en Baja California Sur (II): Vegetación costera. División de Biología Terrestre. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H181. México, D.F.

77. Levy T., S.I. 1999. Contribución al conocimiento de la flora útil de la selva Lacandona. Conservation International México, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto M002. México, D.F.

78. Lira S., R. 1998. Inventario florístico y base de datos de la familia Cucurbitaceae en México. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P097. México, D.F.

79. Lira S., R. 2001. Estado actual y fitogeografía de las especies de la familia Cucurbitaceae endémicas de México. Departamento de Botánica. Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto Q010. México, D.F.

80. Lorea H., F.G. 2000. Actualización de las bases de datos del Herbario del Instituto de Ecología, A.C. (XAL). Herbario XAL. Instituto de Ecología, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto K004. México, D.F.

81. Lorea H., F.G. 2000. Diversidad y distribución de la familia Lauraceae en el sureste de México. Herbario XAL. Instituto de Ecología, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L090. México, D.F.

82. Luna V., M.I. 1997. Florística y biogeografía de algunos bosques mesófilos de la Huasteca Hidalguense: Fase I (Tenango de Doria y Tlanchinol). Herbario FCME. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B133. México, D.F.

83. Luna V., M.I. 1999. Florística y biogeografía de algunos bosques mesófilos de la Huasteca Hidalguense: Fase II (Tlahuelompa y Eloxochitlán). Herbario FCME. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H102. México, D.F.

84. Luna V., M.I. 2000. Florística y biogeografía de algunos bosques mesófilos de la Huasteca Hidalguense:

Fase III (Chapulhuacán y Pisaflores). Herbario FCME. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L091. México, D.F.

85. Mandujano S., M.C. 2003. Clasificación de tres especies endémicas de *Mammillaria* dentro del PROY-NOM-ECOL-059-2000. Departamento de Ecología Evolutiva. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto W031. México, D.F.

86. Martínez A., J.G. 1998. Inventario florístico de las cactáceas del estado de Tamaulipas, México. Instituto de Ecología y Alimentos, Universidad Autónoma de Tamaulipas. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P120. México, D.F.

87. Martínez D.S., M. 1998. Inventario florístico de la Sierra de San Carlos, Tamps. Instituto de Ecología y Alimentos, Universidad Autónoma de Tamaulipas. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P024. México, D.F.

88. Martínez D.S., M. 1999. Flora acuática de Querétaro. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H076. México, D.F.

89. Martínez D.S., M. 2000. Flora y vegetación de la Sierra de San Carlos en el municipio de San Nicolás, Tamaulipas. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L029. México, D.F.

90. Martínez P., J.L. 1999. Flora genérica de las gramíneas del estado de Tlaxcala. Centro de Investigación en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de Tlaxcala. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H148. México, D.F.

91. Martínez R., M. 1997. Investigaciones sobre recursos no maderables de México: biología evolutiva y conservación de plantas del género *Chamaedorea*. Departamento de Botánica. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B024. México, D.F.

92. Meave C., J.A. 1998. Estudio de la diversidad florística en la región de La Chinantla, Sierra Norte de Oaxaca. Laboratorio de Ecología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P069. México, D.F.

93. Meave C., J.A. 1998. Estudio ecológico-florístico de los enclaves de vegetación xerofítica inmersos en una selva baja caducifolia en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Laboratorio de Ecología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto G018. México, D.F.

94. Meave C., J.A. 2000. Caracterización biológica del Monumento Natural Yaxchilán como un elemento fundamental para el diseño de su plan rector de manejo. Laboratorio de Ecología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto M099. México, D.F.

95. Meave C., J.A. 2000. Estudio de la diversidad florística de la región de Nizanda en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Laboratorio de Ecología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L085. México, D.F.

96. Mora O., A. 2003. Flora vascular acuática de la cuenca del Río Tamesí. Instituto de Ecología y Alimentos. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto S078. México, D.F.

97. Muñiz M., R. 2001. Vertebrados terrestres de San Juan de Camarones, Durango. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Durango. Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto R008. México, D.F.

98. New York Botanical Garden. 1998. Datos de ejemplares mexicanos del Herbario NY. Base de datos enviada por P. Holmgren. New York Botanical Garden. Nueva York, EUA.

99. Novelo R., A. 2000. Inventario de la vegetación acuática vascular de la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla, Tabasco. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L222. México, D.F.

100. Novelo R., A. 2002. Inventario de la vegetación acuática vascular de cuatro regiones hidrológicas prioritarias del centro de México. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto S133. México, D.F.

101. Novelo R., A. 2004. Computarización de la colección de plantas acuáticas mexicanas del Herbario Nacional (MEXU), 2a. etapa. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto AC003. México, D.F.

102. Novelo R., A. 2004. Computarización de la colección de plantas acuáticas mexicanas del Herbario Nacional (MEXU). Herbario MEXU. Instituto de

Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto V006. México, D.F.

103. Novelo R., A. 2005. Computarización de la colección de plantas acuáticas mexicanas del Herbario Nacional (MEXU), 3a. etapa. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto BE023. México, D.F.

104. Núñez F., J. 1997. Estudio ecológico y genético de las poblaciones de *Rhizophora mangle* en México. Laboratorio de Genética, Ecología y Evolución. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B007. México, D.F.

105. Núñez F., J. 1998. Estudio genético de las poblaciones de *Rhizophora mangle* en México. Laboratorio de Genética, Ecología y Evolución. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B214. México, D.F.

106. Ortega E., F. 1997. Computarización de la xiloteca Dr. Faustino Miranda del Instituto de Ecología, A.C. Laboratorio de Ciencia y Tecnología de la Madera. Centro Regional del Bajío, Instituto de Ecología, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B201. México, D.F.

107. Panero, J.L. 2003. Catálogo electrónico de especímenes depositados en el Herbario de la Universidad de Texas en Austin, fase IV. Herbarium. The University of Texas. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto AE013. México, D.F.

108. Peñalba G., M.C. 1999. Flora polínica de las llanuras de Sonora, al sur de Hermosillo. Departamento de Ecología Funcional. Instituto de Ecología, Estación Regional Noroeste, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H189. México, D.F.

109. Quero R., H. 2000. El complejo *Brahea-Erythea* (Palmae: Coryphoideae). Jardín Botánico. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L216. México, D.F.

110. Rebman, J.P. 2001. Datos de especimenes del género *Opuntia* en México y EUA del Herbario SD. San Diego Natural History Museum. California, EUA.

111. Rendón A., B. 2000. Flora útil del municipio de La Huerta, Jalisco. Laboratorio de Genética, Ecología y Evolución. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L255. México, D.F.

112. Reygadas P., D.D. 1999. Sistema de apoyo a la toma de decisiones para la reforestación rural en México. Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, Sagar. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto J063. México, D.F.

113. Rico A., L. 2001. Datos de ejemplares de la familia Leguminosae. Herbario K. Royal Botanic Gardens, Kew. Londres, Inglaterra.

114. Riemann G., H. 1999. Riqueza y distribución de especies vegetales en la Península de Baja California. Departamento de Estudios Urbanos y del Medio Ambiente. El Colegio de la Frontera Norte, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H016. México, D.F.

115. Rodríguez C., A. 1999. Estudio sistemático y ecológico del género *Tigridia* (Iridaceae). Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto J089. México, D.F.

116. Rodríguez C., A. 2003. Evaluación de las categorías de protección de la familia Iridaceae. Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto W032. México, D.F.

117. Rodríguez J., C. 1998. Estudio monográfico del género *Echinopepon* Naud. (Cucurbitaceae) en México. Departamento de Botánica, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P003. México, D.F.

118. Romero R., S. 1997. Estudio taxonómico del género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de México. Departamento de Botánica. Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H323. México, D.F.

119. Royal Botanic Gardens, Kew. 2001. Programa de Repatriación Conacyt-CONABIO. Base de datos SNIB-Remib-CONABIO. Londres, Inglaterra.

120. Sánchez E., J. 1997. Modernización del Herbario de la Universidad de Sonora. Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas. Universidad de Sonora. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B047. México, D.F.

121. Santana M., F. 1998. Flora de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México. Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la

Biodiversidad, Universidad de Guadalajara. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto A007. México, D.F.

122. Skovmand, B. 1997. Colección, preservación y caracterización de cultivares criollos de origen español de trigo y centeno de México. Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto E001. México, D.F.

123. Solano C., E. 1998. Sistemática del género *Polianthes* L. (Agavaceae). Herbario FEZA. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto H230. México, D.F.

124. Sosa O., V. 1998. Recuento de la diversidad florística de Veracruz. División de Vegetación y Flora. Instituto de Ecología, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P011. México, D.F.

125. Soto A., M.A. 2001. Diversidad de orquídeas en la región El Momón-Margaritas-Montebello, Chiapas, México. Herbario AMO. Instituto Chinoin, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto R225. México, D.F.

126. Soto E., M. 1999. Preservación e interpretación de las notas de campo del Dr. Faustino Miranda. Departamento de Investigación y Diagnóstico Regional. Instituto de Ecología, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P110. México, D.F.

127. Sousa S., M. 2000. Colecta botánica: área maya región de la Reserva Calakmul, Campeche. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto M004. México, D.F.

128. Sousa S., M. 2003. Inventario Florístico de la Reserva de la Biosfera La Sepultura del Corredor Biológico Sierra Madre del Sur. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto Y003. México, D.F.

129. Sousa S., M. 2005. Inventario florístico de la Reserva de la Biosfera La Sepultura del Corredor Biológico Sierra Madre del Sur. Fase II. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto BE005. México, D.F.

130. Téllez V., O. 1998. Inventario florístico y base de datos de la Reserva Ecológica Sierra de San Juan, Nayarit, México. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto P083. México, D.F.

131. Téllez V., O. 2000. Base de datos de la flora de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L289. México, D.F.

132. Téllez V., O. 2003. Bases de datos del proyecto análisis de la riqueza y el endemismo de la flora de México, con fines de su conservación, usando grupos y métodos selectos. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto T019. México, D.F.

133. Terrazas S., T. 2000. Filogenia de las cactáceas columnares (Pachycereeae) con base en caracteres anatómico-morfológicos. Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L074. México, D.F.

134. Torre de la A., R. 2001. Inventario fitopatológico de las especies vegetales dominantes en la región de Zapotitlán de las Salinas, Pue. Unidad de Biotecnología y Prototipos. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto R013. México, D.F.

135. Torres C., J. 2000. Inventario y monitoreo del Canal de Infiernillo para el comanejo de los recursos marinos en el territorio Seri, Golfo de California. Conservation International México, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L179. México, D.F.

136. Valdés R., J. 1998. Base de datos de las gramíneas (Poaceae) del noreste de México. Departamento de Botánica. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto G029. México, D.F.

137. Valdez H., J.I. 2002. Flora vascular de los manglares de Marismas Nacionales, estado de Nayarit. Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto S131. México, D.F.

138. Vázquez Y., C. 1999. Árboles mexicanos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Laboratorio de Ecología Fisiológica. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto J084. México, D.F.

139. Vega A., R. 1997. Flora del municipio de Culiacán, Sinaloa. Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Sinaloa. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B022. México, D.F.

140. Vega A., R. 2000. Catálogo y base de datos preliminar de la flora de Sinaloa. Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Sinaloa. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto L057. México, D.F.

141. Velázquez M., J.A. 1998. Análisis de la heterogeneidad ambiental y conectividad de las áreas naturales del sur del Valle de México. Laboratorio de Biogeografía y Sinecología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B144. México, D.F.

142. Vibrans L., H. 2004. Plantas exóticas del centro de México y obtención de imágenes para una flora virtual de malezas. Colegio de Postgraduados. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto U019. México, D.F.

143. Villaseñor R., J.L. 2002. Actualización de las bases de datos de los proyectos M056, P089 y Q069 y la familia Asteraceae en México, fase II. Tribus Tageteae y Vernonieae. Herbario MEXU. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto U004. México, D.F.

144. Villaseñor R., J.L. 2003. La familia Asteraceae en México, fase III. Departamento de Botánica. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto V040. México, D.F.

145. Villaseñor R., J.L. 2004. La familia Asteraceae en México, fase IV. Departamento de Botánica. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto BE007. México, D.F.

146. Vovides P., A.P. 1997. Actualización de las bases de datos de colecciones, especies en peligro de extinción, colecta y propagación de germoplasma. Departamento de Sistemática Vegetal. Instituto de Ecología, A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto B140. México, D.F.

Apéndice 16.1

Distribución de las lenguas indígenas de México (metadatos y mapa)

Datos generales

Cita de la información: Conabio. 2008. Distribución de las lenguas indígenas de México. [Apéndice 16.1 de: A. de Ávila Blomberg y N.G. Moreno Díaz. 2008. La diversidad lingüística y el conocimiento etnobiológico, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, cd 2].

Resumen: Este mapa ha sido generado a partir del *Catálogo de lenguas indígenas nacionales: Variantes lingüísticas de México con sus autodenominaciones y referencias geoestadísticas, 2007,* publicado por el Instituto Nacional de Lenguas Indígenas, que muestra la distribución espacial de las familias, agrupaciones (lenguas) y variantes lingüísticas reconocidas por esa institución.

Objetivos: Elaborar un mapa en el cual se registren las comunidades hablantes de lenguas indígenas, con base en la familia, agrupación y variante lingüística, para mostrar la gran diversidad cultural de México.

Datos complementarios: El mapa maneja 11 familias, 68 agrupaciones y 364 variantes lingüísticas.
La información se encuentra a nivel de localidad, habiendo localidades con más de una familia, agrupación y variante.

Formato del dato geoespacial: Shapefile. Formato vectorial compuesto por cuatro archivos (shp, shx, dbf, prj).

Tiempo comprendido: marzo-julio.

Nivel de avance: Completo.

Mantenimiento: No planeado.

Tamaño en *bytes*: 325 720

Liga a otros sitios en www: <*http://www.inali.gob.mx/*>

Ubicación geográfica

Área geográfica: República mexicana

Coordenadas extremas: Oeste: −118.39° Este: −86.66° Norte: 32.737° Sur: 14.56°

Restricciones

Acceso: Sin restricciones

Uso: Sin restricciones, citando la fuente

Ambiente de trabajo

Software y hardware: SIG ArcInfo, versión 9.2

Sistema operativo: UNIX

Nombre del archivo: LIM07G.shp

Requerimientos técnicos: Tener ArcInfo, Arcview o sistemas compatibles

Calidad de los datos

Metodología: Gabinete.

Descripción de la metodología: Extracción de la información sobre familia, agrupación y variante lingüística del *Catálogo de lenguas* indígenas nacionales: Variantes lingüísticas de México con sus autodenominaciones y *referencias geoestadísticas, 2007*, e incorporación de esa información al mapa digital de localidades de México del año 2000.

Descripción del proceso: Para obtener el mapa se procedió así: *1*] se tomó como mapa base la cartografía digital de localidades del año 2000 del INEGI; *2*] se anexaron campos correspondientes a familia, rama, agrupación y variante lingüística; *3*] de acuerdo con la página del INALI, se tomó la información por cada familia, agrupación y variante lingüística, a partir del nombre de la localidad que aparece en el *Catálogo*; *4*] durante el proceso de captura se encontraron casos en los que una localidad presenta dos agrupaciones dentro de la misma familia, y se utilizó para distinguirlas una diagonal (/); ejemplo: kiliwa/kumiai; *5*] se incorporó al mapa digital la información sobre las ramas siguiendo la clasificación de Campbell 1997, y *6*] se dio salida al mapa digital en formato shapefile.

Referencia del dato: *Catálogo de lenguas indígenas nacionales: Variantes lingüísticas de México con sus autodenominaciones y referencias geoestadísticas, 2007*, en <*http://www.inali.gob.mx/catalogo2007*>. Se consultó la información entre marzo y abril de 2008.

Formato original: Impreso.

Referencia del dato: Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. 2002. Localidades de la República mexicana, 2000. Tomado de: Principales resultados por localidad, XII Censo de Población y Vivienda 2000, editado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Escala original: 1:1

Formato original: Digital.

Información de datos espaciales

Estructura del dato: Vector.

Tipo del dato: Puntos.

Número total del dato : 41598

Proyección cartográfica

Sistema de coordenadas: Geográfica.

Nombre de la proyección: Sistema de Coordenadas Geográfico.

Información geodésica

Datum horizontal: Datum de Norteamérica de 1927 (NAD27).

Nombre del elipsoide: Clarke 1866.

Atributos del mapa

Nombre de entidad (tabla): LIM07G.DBF

Descripción de la entidad: Se presenta el nombre del estado, municipio y localidad; familias, lenguas y variantes.

Nombre del atributo : NOMENT
Definición del atributo: Nombre de la entidad federativa
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INEGI

Nombre del atributo : NOMMUN
Definición del atributo: Nombre del municipio, 2000
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INEGI

Nombre del atributo : CLAVE_LOC
Definición del atributo: Clave de la localidad, 2000
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INEGI

Nombre del atributo : NOMLOC
Definición del atributo: Nombre de la localidad, 2000
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INEGI

Nombre del atributo : FAMILIA
Definición del atributo: Familia lingüística
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INALI

Nombre del atributo : RAMA1
Definición del atributo: Rama. Este campo se repite hasta el número 9 identificándose para una localidad más de una rama, por lo tanto más de una agrupación.
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INALI

Nombre del atributo : LENG1
Definición del atributo: Agrupación lingüística. Este campo se repite hasta el número 9 identificándose para una localidad más de una agrupación, que corresponde a la misma familia.

Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INALI

Nombre del atributo : VARIAN1
Definición del atributo: Variante lingüística. Este campo se repite hasta el número 9 identificándose para una localidad más de una variante lingüística.
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INALI

Nombre del atributo : FAMILIA_I
Definición del atributo: Segunda familia lingüística en una localidad.
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INALI

Nombre del atributo : RAMA_I1
Definición del atributo: Segunda rama en una localidad. Este campo se repite hasta el número 2 identificándose para una localidad más de una rama, por lo tanto más de una agrupación lingüística.
Tipo de dato: Carácter
Origen del atributo: INALI

Nombre del atributo : LENG_I1
Definición del atributo: Segunda agrupación lingüística en una localidad. Este campo se repite hasta el número 2 identificándose para una localidad más de una agrupación, que corresponde a una segunda familia.
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INALI

Nombre del atributo : VARIAN_I1
Definición del atributo: Segunda variante lingüística en una localidad. Este campo se repite hasta el número 2 identificándose para una localidad más de una variante lingüística.
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INALI

Nombre del atributo : FAMILIA_II
Definición del atributo: Tercera familia lingüística en una localidad.
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INALI

Nombre del atributo : RAMA_II1
Definición del atributo: Tercera rama en una localidad.
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INALI

Nombre del atributo : LENG_II1
Definición del atributo: Tercera agrupación lingüística en una localidad, que corresponde a la tercera familia.
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INALI

Nombre del atributo : VARIAN_II1
Definición del atributo: Tercera variante lingüística en una localidad.
Tipo de dato : Carácter
Origen del atributo: INALI



Capital natural de México

En febrero de 1992 un selecto grupo de científicos mexicanos y extranjeros, invitados por el Presidente de México a iniciativa de José Sarukhán y Rodolfo Dirzo, participó en la Reunión Internacional sobre la Problemática del Conocimiento y Conservación de la Biodiversidad. Al concluir la reunión, y atendiendo la recomendación de los asistentes, quienes reconocieron el considerable avance que ya existía en el país sobre el tema, se publicó el acuerdo presidencial de creación de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, en marzo del mismo año. Su misión es promover, coordinar, apoyar y realizar actividades dirigidas al conocimiento de la diversidad biológica y a su conservación y uso sustentable para beneficio de la sociedad, así como servir de puente entre la comunidad científica y quienes toman decisiones desde la esfera gubernamental.

La institución comenzó sus labores hace casi 17 años con Jorge Soberón como secretario ejecutivo y un grupo de investigadores con espíritu académico, creatividad científica y certera visión, que le imprimieron a la Conabio un sello que perdura a la fecha.

El trabajo de la Conabio ha contribuido significativamente al avance y difusión del conocimiento de la biodiversidad de México hasta llegar a su estado actual; la labor se ha llevado a cabo con la estrecha colaboración de diversos sectores de la sociedad, principalmente de la comunidad científica mexicana, sin cuya participación la solidez de los resultados obtenidos no habría sido posible. Hoy es una institución reconocida y respetada internacionalmente por la calidad de su trabajo y por los logros alcanzados en la materia.

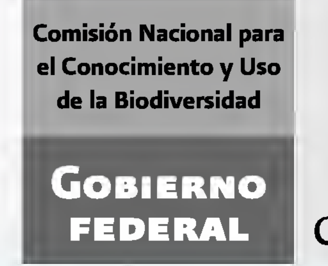
En 2004 la Conabio decidió emprender un ambicioso esfuerzo para evaluar el estado de la biodiversidad del país que incluyera el análisis de lo ocurrido en el pasado reciente respecto a nuestro capital natural y los posibles escenarios en el futuro. Comenzó por hacer una extensa convocatoria a especialistas en aspectos relacionados con la diversidad biológica y cultural de México, con el fin de reunir a un grupo amplio de colaboradores que aportara distintos enfoques, conocimientos y experiencias.

El estudio desarrollado por este grupo de más de 600 autores provenientes de muy diversas instituciones y organizaciones, se ha visto enriquecido y alimentado, en muchos aspectos, con la información y el conocimiento compilado o generado por la Conabio. En este sentido, podemos afirmar que la obra *Capital natural de México*, que aparece ahora como culminación de ese estudio, es resultado del trabajo de los investigadores que participaron, así como de quienes han formado parte de esta Comisión Nacional.

Ha sido muy satisfactorio para la Conabio contar con la colaboración desinteresada de este amplio y valioso grupo, al que agradecemos profundamente su generoso esfuerzo y dedicación para llevarlo a cabo, y es un orgullo para quienes trabajamos en esta institución haber contribuido con los autores a que México disponga de una obra de esta magnitud que estamos seguros será de gran trascendencia para nuestra nación.

Ana Luisa Guzmán
Secretaria ejecutiva de la Conabio







ISBN 978–607–7607–03–8 | ©2008 Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad | México